WUCHSSTOFF UND GEOTROPISCHE KRÜMMUNG BEI LUPINUS

VON

M. J. DIJKMAN.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Vor einigen Jahren erschien aus dem Utrechter Laboratorium die Dissertation von Dolk über den Einfluss der Schwerkraft auf die Verteilung des Wuchsstoffes in Avenakoleoptilen. Dolk hat gezeigt, dass in horizontal stehenden Koleoptilen die untere Hälfte mehr Wuchsstoff enthält, als die obere Hälfte und dass Avenakoleoptilen keine Geo-Wachstumsreaktion zeigen. Er gibt folgende Erklärung der geotropischen Krümmung: „Sie (die Krümmung) „entsteht dadurch, dass die Korrelation zwischen Spitze „und Basis von der Schwerkraft beeinflusst wird. Dadurch

„wird einer der Faktoren (Wuchsstoff), welche den Wachs-
„tumsprozess beherrschen, zeitlich ungleich verteilt, was ein
„ungleiches Wachstum zur Folge hat." [1])

Im Anschluss an diese Untersuchungen habe ich mir die Aufgabe gestellt, zu untersuchen:

1. **Hat die Schwerkraft bei Dikotylen denselben Einfluss auf die Wuchsstoffverteilung wie bei Avena?**
2. **Sollte das der Fall sein, lässt sich dann die geotropische Krümmung quantitativ erklären aus der ungleichen Wuchsstoffverteilung?**

ABSCHNITT I.

Literaturübersicht.

Konnte man früher die tropistischen Bewegungserscheinungen und das Wachstum getrennt voneinander betrachten, so ist das jetzt nicht mehr möglich. Durch die Untersuchungen der letzten Jahre hat es sich herausgestellt, dass die tropistischen Krümmungserscheinungen und das Wachstum eng zusammenhängen.

Eine Einteilung lässt sich höchstens nach der Art der Versuchsanlage geben. Bei der Behandlung der Literatur will ich dieser Einteilung folgen.

Das Bestreben durch Wachstumsmessungen zu einer Analyse der geotropischen Krümmung zu gelangen.

Es würde viel zu weit führen an dieser Stelle eine vollständige Uebersicht der erschienenen Arbeiten zu geben. Ich werde daher hier nur die wichtigsten Untersuchungen besprechen.

[1]) Dolk 1930, S. 95, von mir übersetzt.

Blaauw (1914, 1915, 1918) entdeckte, dass Licht bei Sporangienträgern von *Phycomyces* und *Helianthus* hypokotylen eine eigentümliche Wachstumsreaktion hervorruft. Bei einseitiger Beleuchtung hat die Schattenflanke eine andere Lichtwachstumsreaktion als die Lichtflanke.

Später untersuchte er an verschiedenen Wurzeln ebenfalls die Beziehung zwischen Wachstum und Beleuchtung. Es ergab sich, dass Wurzeln, die unempfindlich waren in einseitigem Licht, auch bei allseitiger Beleuchtung keine Wachstumsreaktion zeigten, und dass Wurzeln, die sich bei einseitiger Beleuchtung wohl krümmten, auch eine Lichtwachstumsreaktion aufwiesen bei allseitiger Beleuchtung.

Er schloss auf folgende Erklärung des Phototropismus: Durch das einseitige Licht wird an Licht- und Schattenseite eine ungleiche Lichtwachstumsreaktion hervorgerufen, woraus die phototropische Krümmung resultiert.

Diese Theorie gab Anlass zu Versuchen, die geotropische Krümmung auf eine ähnliche Weise zu erklären.

Nach Zollikofer (1922), die den Einfluss der Schwerkraft auf das Wachstum von *Avena*koleoptilen untersuchte, soll auch bei Schwerkraftreizung eine „Schwere-Wachstumsreaktion" auftreten.

Bei einseitiger Schwerereizung soll diese Wachstumsreaktion zur geotropischen Krümmung führen. Sie ist sich aber schon darüber klar, dass man bei der Schwerkraft nicht wie beim Phototropismus mit ungleichen Energiemengen zu tun hat. Bei der Schwerkraft soll es sich um eine veränderte Polarität gegenüber der Richtung einer konstanten, stetig wirkenden Kraft handeln.

Durch Renner (1922) ist diese radiale Polarität in Zusammenhang gebracht mit der Statolithentheorie von Haberlandt. Er sieht in der Statolithenstärke die Erklärung der radialen Polarität. Durch eine abnormale Lage des betreffenden Organes soll die Statolithenstärke einen

Druck ausüben auf die tangentialen Wände der Zellen und hierdurch sollen die Zellen je nach der Lage ihrer tangentialen Wände eine andere Wachstumsreaktion ausführen. Die Resultante dieser Reaktionen soll die geotropische Krümmung sein.

Auch Koningsberger (1922), Zimmermann (1927) und Weber (1927) glaubten ihre Befunde mit dieser Theorie erklären zu können.

Inwieweit die Erklärung von Renner zutreffend ist, ist noch keineswegs klargestellt. Auch wenn man an ihrer stärksten Stütze, der Statolithentheorie von Haberlandt, festhält, so hat sie doch bestimmt keine allgemeine Gültigkeit.

Die Reizleitung als Weg zur Analyse der geotropischen Krümmung.

Durch das Studium der stofflichen Reizleitung haben wir einen besseren Einblick in den Mechanismus der geotropischen Krümmung bekommen.

Trotzdem einige gute Literaturübersichten über dies Gebiet vorliegen (Stark 1927, Kostytschew-Went 1931, Rawitscher 1931), möchte ich doch einige der hervorragendsten Untersuchungen hervorheben.

Boysen-Jensen (1913) war der erste der an Avenakoleoptilen das Bestehen zeigte einer phototropischen und geotropischen Reizleitung durch Transport eines Stoffes von der Spitze bis zur Basis.

Später wurde dieser Befund von Stark (1924) bestätigt; er meinte aber, dass unter Einfluss der Schwerkraft ein spezifischer Reizstoff entstünde, der das Wachstum beschleunige.

Dieser Stoff soll bei der geotropisch gereizten Koleoptile nur in der Unterseite entstehen (Purdy 1921), auch die Reizleitung sollte nur dort stattfinden.

Die Beobachtungen von Boysen-Jensen wurden von Paál (1919) weiter ausgearbeitet.

Er zeigte, dass eine Korrelation zwischen Spitze und Basis der Koleoptile von Avena sativa besteht. In der Spitze wird ein Stoff produziert, der das Wachstum der Basis stimuliert. Dieser Stoff soll eine Rolle spielen bei der phototropischen Reizleitung. Durch Beleuchtung würde die Produktion gehemmt; bei einseitiger Beleuchtung würde die Produktion auf der beleuchteten Seite stärker gehemmt, als auf der unbeleuchteten Seite. Hieraus resultiert dann eine positive Krümmung.

Cholodny (1924, 1926, 1927) schliesst sich, was die Rolle des Wuchsstoffes bei der Reizleitung angeht, der Meinung von Paál an; glaubt aber, dass durch Licht und Schwerkraft nicht die Produktion des Wuchsstoffes, sondern nur die Transportrichtung geändert wird. Da ihm aber eine Methode fehlte, den Wuchsstoff quantitativ zu bestimmen, konnte er seine Theorie nicht nachprüfen.

Ganz unabhängig von Cholodny stellte F. W. Went (1928) dieselbe Theorie auf. Er aber hatte eine Methode ausgearbeitet, mit der es ihm gelang, Wuchsstoff quantitativ zu bestimmen und er konnte beim Phototropismus von Avena sativa zeigen, dass durch das einseitige Licht der Wuchsstoff ungleich verteilt wurde über die Licht- und Schattenseite der Koleoptile. Daneben konnte er einen Einfluss des Lichtes auf die Produktion des Wuchsstoffes zeigen. Beide spielen bei der phototropischen Krümmung eine Rolle; vergleicht man die beiden Reaktionen, dann stellt sich heraus, dass die ungleiche Verteilung stark überwiegt.

Hatte man sich bisher fast ausschliesslich mit der Phototropie beschäftigt, so war über die Einwirkung der Schwerkraft bis jetzt noch wenig Quantitatives bekannt. Der erste der die Beziehung zwischen Wuchsstoff und Schwerkraft gründlich untersuchte war H. E. Dolk (1930).

Das Ziel Dolk's war, zu untersuchen, inwieweit die Went-Cholodny'sche Theorie eine Erklärung der geo-

tropischen Krümmung von Avenakoleoptilen geben konnte. Da diese Untersuchungen der direkte Anlass für meine eigenen gewesen sind, werde ich hier die wichtigsten Resultate dieser hervorragenden Arbeit eingehend besprechen.

Dolk untersuchte zuerst den Einfluss der Schwerkraft auf das Wachstum. Er konnte zeigen, dass Avenakoleoptilen, die auf einem Klinostaten mit horizontaler Achse rotierten, keine Geo-Wachstumsreaktion aufweisen; er entschied damit für Avenakeimlinge diese viel umstrittene Frage.

Die zweite Frage, die Dolk beantwortete, war: welchen Einfluss hat die Schwerkraft auf die Produktion des Wuchsstoffes? Er zeigte, dass im Gegensatz zum Lichte, das nach den Ergebnissen von F. W. Went eine Verringerung der Wuchsstoffproduktion verursachte, die Schwerkraft keinen Einfluss auf die Wuchsstoffproduktion hat.

Als drittes untersuchte Dolk die Wuchsstoffverteilung unter Einfluss der Schwerkraft. Er zeigte, dass aus der nach unten gekehrten Seite der Spitze einer horizontal gestellten Koleoptile, mehr Wuchsstoff tritt, als aus der nach oben gekehrten Seite.

Viertens untersuchte er den Verlauf der geotropischen Krümmung. Er stellte fest, dass die Krümmung sich viel schneller nach der Basis zu bewegt als die phototropische.

Aus den drei ersten Tatsachen kam Dolk zu einer Erklärung der geotropischen Krümmung. Seines Erachtens entsteht sie durch das, von der ungleichen Wuchsstoffverteilung verursachte, ungleiche Wachstum der beiden Seiten der horizontalen Koleoptile.

Ich möchte eine weitere wichtige Tatsache, die Dolk gefunden hat, hervorheben (siehe hierzu Abschnitt V S. 423). Es handelt sich darum, dass Haferkoleoptilen den Schwerkraftreiz nicht nur mit ihrer Spitze perzipieren, sondern dass eine Zone von 10 mm unter der Spitze für die Schwerkraft empfindlich ist.

In neuester Zeit ist die Angabe Dolk's, dass es für

Avenakoleoptilen keine Geo-Wachstumsreaktion gibt, von anderer Seite bestätigt worden. Cholodny (1929, 1930) fand dasselbe mit einer indirekten Methode an *Lupinus*- und *Helianthus*keimlingen, später auch an *Avena*koleoptilen. Seine Resultate erhielt er aus Messungen mit dem Mikropotometer. Bei Wachstumsmessungen entstehen durch Krümmungen vielfache Fehler; dies wird dadurch umgangen, dass man die zum Streckungswachstum erforderliche Wassermenge misst. Durch geotropische Reizung und auch durch Licht ändert sich der Betrag des aufgenommenen Wassers nicht. Die Streckung der Zellen wird also auf den beiden entgegengesetzten Seiten im entgegengesetzten Sinne beeinflusst.

Weber (1931) bringt dieselbe Bestätigung durch kinematographisch registrierte Wachstumsmessungen an geotropisch gereizten *Hordeum*koleoptilen. Da in dieser Arbeit Tatsachen bekannt geworden sind, die nach Weber nicht im Einklang stehen sollen mit der Cholodny-Went'schen Theorie der Tropismen, werde ich hier seine Hauptergebnisse folgen lassen.

Am Wachstum ungereizter Keimlinge zeigt er, dass der basale, in den Spelzen steckende Teil der Koleoptile erheblich zu der gesamten Verlängerung der Koleoptile beiträgt. An geotropisch gereizten Koleoptilen, die nach der Reizung wieder senkrecht gestellt werden, lässt sich Folgendes sehen: Die Koleoptile beginnt sofort mit einer negativen Krümmung, kehrt dann ihre Reaktionsrichtung um und pendelt schliesslich nach mehreren Schwingungen wieder in die Normallage zurück. Die Krümmungen finden statt unter Verkürzung der einen Seite und Verlängerung der anderen. Die erheblich wachsende Basis ist aber nicht mitbeteiligt am Zustandekommen der Krümmung. Die Hauptasymmetrie des Zuwachses wurde oberhalb der Keimlingsmitte gefunden.

Bei Versuchen mit Dauerreizung kommt die Krümmung

auch zustande durch inverses Reagieren der beide opponierten Flanken. (Die Unterseite verlängert sich um den gleichen Betrag, um den die Oberseite weniger wächst.) Die einzelnen Zonen wurden nacheinander in basaler Richtung von der Reaktion erfasst.

An dekapitierten Koleoptilen konstatiert Weber die Fähigkeit geotropische Krümmungen auszuführen. Bei Entfernung einer 5 mm langen Spitzenzone erfolgt die geotropische Krümmung zwar langsamer als an intakten Koleoptilen, aber zweifellos vor Regeneration eines Produktionszentrum für Wuchsstoff. Die Basis wird erst nach stundenlanger symmetrischer Verlängerung von der Reaktion ergriffen.

In der Tatsache, dass nach zeitlich begrenzter geotropischer Reizung die basale Zone am Zustandekommen der Krümmung nicht beteiligt ist, und dass sich nach Dekapitation der Stumpf krümmt, ohne dass ein Zentrum der Wuchsstoffproduktion neu gebildet ist, sieht der Verfasser einen Widerspruch zu der Went-Cholodny'schen Theorie.

M.E. stehen die Resultate seiner Versuche gerade gut in Einklang mit dieser Theorie.

Men kann aus seinen Versuchen folgende Schlüsse ziehen:

1. Die Koleoptile enthält wahrscheinlich auch Wuchsstoff in ihren basalen Teilen; hierfür spricht das erhebliche Wachstum der Basis.

2. Die Spitzenzone ist ausserordentlich empfindlich. Dies wird bewiesen durch die sofort auftretende negative Krümmung und das Pendeln nach Aufrichten der Koleoptile.

3. Die Reizleitung geht langsam; dies zeigt das langsame Fortschreiten der Krümmung bei Dauerreizung.

Punkt 2 und 3 erklären die Tatsache, dass die basale Zone nicht an der Krümmung der oberen Zone mitbeteiligt

ist. Auch das Nachkommen der Basis bei der Krümmung dekapitierter Keimpflanzen bei Dauerreizung ist hierdurch verständlich. Dass Koleoptilen, bei denen man eine 5 mm lange Spitzenzone entfernt hat, sich geotropisch krümmen, ist nicht verwunderlich, da Dolk zeigte, dass bei Avena eine Zone von 10 mm unter der Spitze geotropisch empfindlich ist.

Bei Gerstenkeimlingen scheint ebenfalls eine Zone, die länger ist als 5 mm, empfindlich zu sein. Die Krümmung dieser Stümpfe spricht für die Wahrscheinlichkeit einer grossen Menge Wuchsstoff in der Koleoptile.

Es ist zu bedauern, dass neben den Wachstumsmessungen keine Wuchsstoffanalysen vorliegen, denn m.E. kann man erst gut fundierte Schlüsse ziehen, wenn man über beide bei Normalstellung und bei tropistischer Reizung des Objektes unterrichtet ist.

Zum Schluss will ich hier die Versuche von Navez (1932 und 1933) nennen. Er bringt in einer Serie von Mitteilungen eine Bestätigung von früheren Untersuchungen. Auch er registriert mittels einer photographischen Methode die geotropische Krümmung von Avenakeimlingen und kommt zum Schluss, dass für Avena keine Geo-Wachstumsreaktion besteht. Er gibt also eine weitere Bestätigung für die Versuche von Dolk.

ABSCHNITT II.

Pflanzenmaterial.

Als Versuchsobjekte verwendete ich etiolierte Keimlinge von je einer reinen Linie von *Lupinus albus* und *Lupinus angustifolius*. Die Samen wurden bezogen von der Firma Hulleman in Utrecht.

Die Samen sind ohne Vorquellung mit ihrer Hauptwurzel nach unten in feuchtes Sägemehl in Tongefässe

eingepflanzt. Die Gefässe standen im Dunkelzimmer. Das Sägemehl wurde gut feuchtgehalten.

Für die Transport- und Krümmungsversuche und die Wachstumsmessungen sind fast ausschliesslich 6 Tage alte Pflanzen verwendet. Nur in wenigen, im Texte angegebenen Fällen, habe ich mit jüngeren Pflanzen gearbeitet.

In den Versuchen, welche feststellen sollten, zu welchem Wachstumstypus Lupinus gehört, sind Pflanzen verschiedenen Alters verwendet worden.

Die Pflanzen sind gekeimt, gewachsen und verwendet im selben Versuchszimmer, also unter konstanten Bedingungen.

ABSCHNITT III.

Methodik.

§ 1. Das Versuchszimmer.

Alle Versuche sind ausgeführt in einem der Dunkelzimmer des Utrechter Laboratoriums. Es erübrigt sich, die Einrichtung dieses auf konstanter Temperatur und Feuchtigkeit gehaltenen Zimmers zu beschreiben. F. W. Went[1]) tat das ausführlich in seiner Dissertation. Nur möchte ich die nachher angebrachten, während meiner Versuche bestehenden Verbesserungen beschreiben.

Von der ursprünglichen Einrichtung für konstante Luftfeuchtigkeit von F. W. Went (1928, siehe Beschreibung auf S. 12) ist nur noch erhalten geblieben das Haarhygrometer und die elektrische Schaltung. Der Verdunstungsapparat ist jedoch durch einen neuen ersetzt. Diesen neuen Apparat sehen wir auf Abb. 1.

In den Trichter *a* tropft Wasser aus einem Gefäss an der Decke; dieses Wasser sammelt sich in einem Messing-

[1]) F. W. Went 1928, S. 10.

gefäss b, dessen Boden erwärmt werden kann durch den Widerstandsdraht *d*. Wird der Strom im Kreise geschlossen, so beginnt das Wasser in *b* zu kochen und der Dampf gelangt durch eine Oeffnung in der Röhre *n* über dem Warmwassergefäss in die Röhre und aus diesem in das Zimmer.

In der Wand des Gefässes *b* befindet sich in einiger

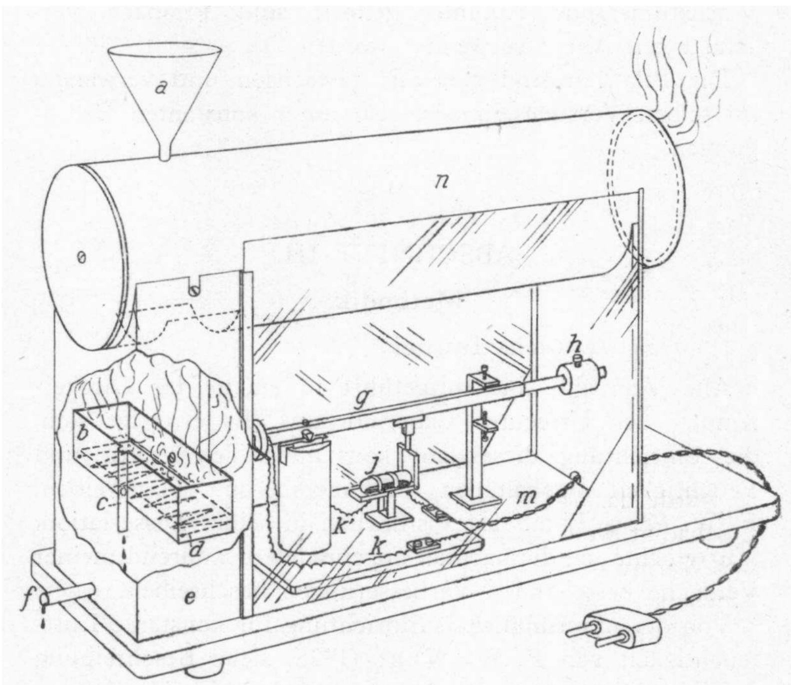


Abb. 1. Beschreibung im Text.

Entfernung vom Boden ein Loch, dass korrespondiert mit dem Abfuhrröhrchen *c*. Wenn der Stromkreis offen ist, sammelt sich nur eine bestimmte Menge Wasser im Gefäss an, das überschüssige Wasser fliesst durch das Loch und die Abfuhrröhre *c* ab in den Blechmantel *e* und aus diesem durch *f* in das Wasserbecken des Zimmers.

Das Wassergefäss *b* sitzt am Ende einer Wage *g*, an dem anderen Ende befindet sich ein verschiebbares Gewicht *h*. Das Gewicht *h* ist so eingestellt, dass sich das gefüllte Warmwassergefäss mit ihm im Gleichgewicht befindet. Diese Vorrichtung ist eine Sicherung für den Heizkörper *d* im Boden des Gefässes *b*. Die Wage *g* steht nämlich in Verbindung mit dem geschlossenen Quecksilberkontakt *j*. Dieser Kontakt ist eingeschaltet in den Stromkreis des Heizkörpers *d*. Steht die Wage horizontal, dann wird durch den Kontakt die Unterbrechung in Draht *k* überbrückt.

Ist jetzt die Luftfeuchtigkeit zu niedrig, dann wird durch Verkürzung des Haares von einem im Zimmer befindlichen Haarhygrometer (das auch von F. W. Went benutzt wurde, siehe Went 1928, S. 13, Abb. 2) der primäre Strom in einem Relais (siehe Went, ebenda) unterbrochen und der Stromkreis des Heizkörpers geschlossen. Das Wasser fängt an zu kochen und die Feuchtigkeit steigt wieder an. Während des Kochens tropft immer wieder neues Wasser in das Gefäss, um ein Trockenkochen zu verhindern. Ist durch irgend eine Ursache der Zufluss von Wasser unterbrochen, so würde das Wasser im Gefäss verkochen und das Gefäss beschädigt werden; dann wird aber durch das Gewicht *h* das Warmwassergefäss gehoben und der Stromkreis unterbrochen.

Der Apparat steht im Versuchszimmer; *m*, *k*, *k'* sind die Drähte des Heizkörperkreises; das Relais ist ausserhalb des Zimmers angebracht. Im Gegensatz zur Aufstellung von Went liefert jetzt das Stadtnetz (220 Volt) den Strom für die elektrische Anlage.

§ 2. Der Wuchsstoff und die Analysemethode.

Wo bei den zu beschreibenden Versuchen Wuchsstoff zugeführt wurde, ist a-Auxin, aus Urin bereitet, benutzt worden. Für die freundliche Ueberlassung des Auxins

danke ich an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. F. Kögl und Herrn Dr. A. Haagen Smit verbindlichst.

Die von mir benutzte Analysemethode ist genau dieselbe, die von F. W. Went ausgearbeitet und von van der Weij verbessert worden ist (van der Weij 1932, S. 391). Die Grösse der Agarwürfel war 2 × 2 × 0,9 mm. Die Analysepflanzen wurden gezogen aus Sieges-Hafer aus Svalöf in Wasserkulturen mit gläsernen Haltern, die von F. W. Went (1928, S. 15) konstruiert und von Haagen Smit verbessert wurden, siehe Abb. 2. In der Abbildung sehen wir das Holzbrett *A*, in diesem Brett stecken in Spalten Klemmen aus Messingblech *B*, die die Halter *C* tragen. Die von F. W. Went benutzten Halter (siehe hierzu Went 1928, S. 15, Abb. 3) trugen statt der Röhrchen *a*, worin das Haferkorn steckt, ein dünnes Glasstäbchen mit einem ösenförmig gebogenen Ende.

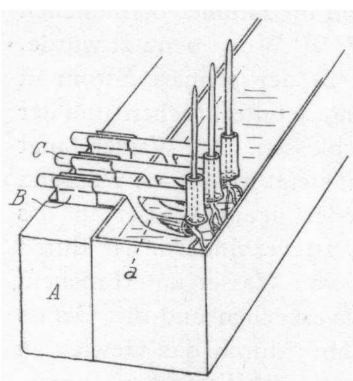


Abb. 2. Beschreibung im Text.

Die jetzige Konstruktion hat zwei Vorteile: Erstens geht das Pflanzen der gekeimten Körner viel schneller und zweitens brechen die Röhrchen weniger leicht als die dünnen Oesen.

Eine zweite Aenderung ist an den vertikalen Röhrchen angebracht. Die untere Oeffnung ist trichterförmig verbreitert, wodurch das an der Oeffnung Vorbeiwachsen, das bei den früheren, unverbreiterten Oeffnungen häufig der Fall war, vermieden wird. Der Materialverlust wird durch diese Einrichtung vermindert.

Die zweite Dekapitation wurde nach 1½ Stunden vorgenommen, die Schattenbilder wurden nach 110 Minuten angefertigt.

§ 3. Wachstumsmessungen.

Die Messungen des Längenwachstums geschahen mit Hilfe des Kathetometers, genau so wie van Overbeek sie ausgeführt hat (1933, S. 554), nur wurden wegen der Undurchsichtigkeit der Objekte, rechtwinkelige Stanniolmarken nach du Buy seitlich am Hypokotyl befestigt.

In den Tabellen sind die Werte des Längenzuwachses auf Millimeter umgerechnet.

Die Messungen geschahen an Hypokotylen. Von den Keimpflanzen wurden die Spitze mit den Kotyledonen sowie die Wurzeln mit einem Rasiermesser abgeschnitten. Dann wurden die Hypokotyle in Glasröhren gesteckt, die festgeklemmt waren in Messingklammern. Je 12 dieser Messingklammern wurden nebeneinander auf einen Messingstab gelötet. Das Ganze stand in einem Zinkgefäss mit Wasser, wie es für die Wasserkulturen von *Avena* gebraucht wird. Die Hypokotyle konnten also reichlich Wasser bekommen. Dass diese Operation das Wachstum des Hypokotyls nicht im geringsten beeinflusst, lässt sich folgender Tabelle entnehmen.

TABELLE I. [1])

Das Wachstum von intakten Keimlingen und von Hypokotylen von *Lupinus albus*. Die Messungen wurden nach 5 Stunden vorgenommen. Die Werte in der Tabelle sind auf eine Stunde umgerechnet.

intakte Pflanzen	Hypokotyle
0.48 mm ± 0.2 pro Stunde	0.49 mm ± 0.5 pro Stunde

[1]) Diese Tabelle ist einem Versuch entnommen, bei dem die Pflanzen miteinander vergleichbar waren. Die Zahlen sind in den Wachstumsmessungen auf S. 424 nicht verwertet worden.

Im Winter wachsen die Pflanzen nämlich weniger schnell als im Sommer; die Versuche von S. 424 u.w. wurden im Sommer ausgeführt.

TABELLE II.

Das Wachstum von intakten Keimlingen und von Hypokotylen von *Lupinus angustifolius*. Die Messungen wurden nach 7 Stunden vorgenommen und auf eine Stunde umgerechnet.

intakte Pflanzen	Hypokotyle
0.115 mm $\pm$ 0.4	0.115 mm $\pm$ 0.6

Dass in diesen Versuchen Hypokotyle an Stelle von Keimlingen verwendet wurden hat folgende Gründe:

1. Durch die Verwendung abgeschnittener Hypokotyle wurden die Versuche mit auf gleiche Weise praeparierten Objekten ausgeführt, wie die Transportversuche.
2. Mit Hypokotylen konnten grössere Serien verarbeitet werden, sowohl bei den Wachstumsmessungen (siehe unten), als bei den Krümmungsversuchen.
3. Intakte Keimlinge biegen wegen der Schwere ihrer Kotyledonen durch und müssen deshalb auf eine Glasplatte gelegt werden, was das Festklemmen der basalen Teile erschwert.
4. Ersparnis von photographischem Papier beim Photographieren der Krümmungen, da Keimlinge mit ihren Kotyledonen mehr Platz einnehmen als Hypokotyle.

§ 4. Photographieren und Messen der geotropischen Krümmung.

Die geotropischen Krümmungen sind erhalten an etiolierten Hypokotylen. Die Spitze mit Kotyledonen wurde von den Keimplanzen abgeschnitten. Dann wurden die Hypokotyle mit ihrem basalen Ende zwischen zwei Schichten wassergesättiger Watte in einem Zinkgefäss befestigt. Letzteres wurde in einer feuchten Kammer so aufgestellt, dass die Hypokotyle horizontal standen. Die Watte blieb immer gut nass, sodass während des Versuches kein Wassermangel auftreten konnte.

Nach einer bestimmten Zeit wurden die Hypokotyle

mit Stecknadeln auf photographisches Papier gesteckt und ein Schattenbild angefertigt.

Die Messung des Winkels geschah in der gleichen Weise wie das bei Avenakrümmungen üblich ist. Siehe hierzu Went 1928, S. 26.

Dass es zulässig ist, für die Krümmungsversuche Hypokotyle zu verwenden, geht aus der Tabelle III hervor (siehe auch Abschnitt IV, S. 405).

TABELLE III.

Krümmungen von Keimlingen und Hypokotylen von *Lupinus albus* nach 4-stündiger Exposition in horizontaler Lage.

Keimlinge	Hypokotyle
44.4° ± 4.0	48.6° ± 3.0

§ 5. Transportversuche.

In einer Ebonitplatte *a* (siehe Abb. 3) befinden sich Löcher, wovon nur eins, *b*, eingezeichnet ist. In jedes Paar Löcher kann man zwei Messingstäbchen stecken. Auf diese Stäbchen sind zwei kleine Ebonitblöcke *c* montiert, zwischen denen ein Rasiermesser *d* befestigt ist.

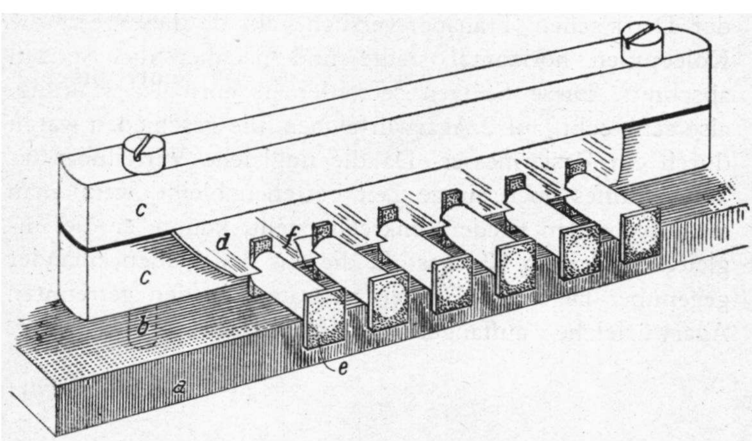


Abb. 3. Beschreibung im Text.

Die Blöcke mit dem Messer kann man von der Ebonitplatte abheben und so aufstellen, dass das Messer senkrecht steht. Jetzt können auf der Schneide 6 Hypokotylstücke von 7 oder 16 mm aufgesetzt werden. Die Schneide des Messers ragte etwa 1,5 mm in die Zylinder hinein. Am apikalen Ende wird ein Agarwürfel *e* mit a-Auxin aufgesetzt. Am basalen Ende werden zwei reine Agarwürfel *f* links und rechts vom Rasiermesser angeklebt.

Jetzt ist die Aufstellung fertig für den Versuch. Wenn man die Versuchsblöcke mit ihren Messingstäbchen in die dazu gehörigen Löcher in der Ebonitplatte steckt, stehen Rasiermesser und Hypokotylzylinder horizontal.

Die Ebonitplatte liegt in einer Zinkdose, deren Wände und Deckel von innen mit feuchtem Fliesspapier bekleidet sind, damit die Agarwürfel und die Zylinder nicht austrocknen. Bei den Transportversuchen im Winkel von 30° und 45° wurde die feuchte Kammer mit ihrem Inhalt in diesen Stand gebracht.

Bei den Transportversuchen wurde, wie aus dem oben Gesagten hervorgeht, der Wuchsstoff während des Versuches extrahiert. Dies Verfahren weicht von der Anordnung der Dolk'schen Transportversuche ab, da dieser erst die Koleoptilen horizontal stellte und nachher die Spitzen abschnitt. Diese Spitzen setzte er in normaler Haltung, also senkrecht, auf 2 Agarwürfelchen, die geschieden waren durch ein Rasiermesser. Da die ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes noch einige Zeit bestehen bleibt, wenn man die Koleoptilen wieder senkrecht stellt, konnte er die ungleichen Mengen Wuchsstoff, die aus den beiden einander gegenüber liegenden Hälften austraten, in den getrennten Agarwürfelchen auffangen und analysieren.

ABSCHNITT IV.

Versuche.

A. Orientierendes über das Objekt.

§ 1. Allgemeines.

In fast allen früheren Untersuchungen über die Analyse von Problemen, bei denen Wuchsstoff eine Rolle spielt, wurden Pflanzen benutzt mit einem ausgesprochenen Wuchsstoffproduktionszentrum, wie *Avena sativa, Raphanus sativus* und *Lepidium sativum.* Es schien mir aber erwünscht, zur Klarstellung der Rolle, die der Wuchsstoff in der Natur spielt, meine Versuche mit einem Objekte auszuführen, das kein ausgesprochenes Wuchsstoffproduktionszentrum hat.

Aus der älteren Literatur sind keine Versuche bekannt, welche die Beziehung zwischen Wachstumstypus und Lokalisation des Wuchsstoffes direkt analysieren.

Aus späteren Untersuchungen (Beyer 1925, S. 683; Fliry 1932, S. 150), die Wachstumsreaktionen auf Grund bestimmter Operationen behandeln, lässt sich schon voraussagen, wie der Wuchsstoff in den Versuchspflanzen *Helianthus* u.s.w., lokalisiert ist.

Erst du Buy und Nuernbergk (1932, S. 380) haben darauf hingewiesen, wie wichtig es ist, den allgemeinen Wachstumsvorgang im Zusammenhang mit der Lokalisation des Wuchsstoffes zu untersuchen. Diese Forscher geben Beispiele für die vier wichtigsten Typen des apikalen Wachstums.

Der erste Typus wird durch *Avena sativa* repräsentiert, der Zweite durch das Hypokotyl von *Helianthus anuus,* der dritte Typus durch das Epikotyl von *Vicia sativa* und der vierte Typus durch die Wurzel von *Lepidium sativum.*

Von diesen vier Typen will ich hier die zwei ersten kurz beschreiben, weil diese m.E. prinzipiell verschieden und für uns wichtig sind.

Erster Typus.

Bei *Avena* ist das Wachstum über das ganze Organ verteilt. Es hört zuerst in den basalen Zonen auf, die apikalen Zonen bleiben am längsten reaktionsfähig. In der Spitze liegt das Wuchsstoffproduktionszentrum; dekapitiert man die Koleoptile, so nimmt das Wachstum allmählich ab; dekapitiert man ein zweites Mal, so steht das Wachstum vollständig still; nach einiger Zeit regeneriert ein Zentrum der Wuchsstoffproduktion und der Stumpf beginnt wieder zu wachsen.

Zweiter Typus.

Das Wachstum des Hypokotyls von *Helianthus* verläuft bei oberflächlicher Betrachtung ebenso, wie das der Koleoptile. Wenn man aber die Spitze mit Kotylen abschneidet, steht das Wachstum des Hypokotylstumpfes nicht still, auch nicht nach mehrfacher Dekapitation. Die Regeneration eines Zentrum der Wuchsstoffprodution tritt hier nicht auf.

Ueber die Lokalisation und Verteilung des Wuchsstoffes sind wir nur bei *Avena* genau unterrichtet. Von den drei anderen Typen wissen wir sehr wenig Bestimmtes.

§ 2. Das Wachstum von Lupinus.

Gehen wir jetzt über zur Beschreibung des Wachstums von Lupinus. Wie wir aus dem oben Gesagten wissen, war es sehr wichtig die allgemeine Wachstumserscheinung kennen zu lernen. Daher wurden auf die Hypokotyle von sehr jungen (1½ Tage alten) Keimlingen von *Lupinus albus*, nach Abheben der Samenhaut, Stanniolmarken aufgeklebt. Das Hypokotyl wurde damit in Zonen von 1 mm geteilt. Eine bestimmte Anzahl wurde dekapitiert und ihr Verhalten nach dieser Operation untersucht. Die Zonen wurden alle 24 Stunden gemessen. In Abb. 4 sehen wir die Länge von Zonen auf verschiedener Höhe von Hypokotylen intakter und dekapitierter Keimlinge in 6 Tagen.

Kurve I gibt für eine intakte Pflanze die Länge (in mm) für die Zone, aus welcher bei 6 Tage alten Pflanzen die Zylinder für die Transportversuche geschnitten wurden. Kurve II gibt die Länge einer im Anfang des Versuches an der Basis liegenden Zone, die aber am Tage der letzten Messung etwa 2 cm nach oben verschoben ist durch die Streckung der Zellen direkt über dem Wurzelhalse. Kurve III gibt das Streckungswachstum von einer Zone, welche der Zone von Kurve I entspricht, aber von einer dekapitierten Pflanze. Kurve IV gibt den Verlauf des Streckungswachstums einer Zone, welche der Zone von Kurve II entspricht, aber von einer Pflanze, deren Spitze mit Kotylen abgeschnitten ist. Aus Abb. 4 geht hervor, dass ein Hypokotyl von *Lupinus albus* am ersten Tage nach der Dekapitation fast ebenso schnell wächst, wie ein intakter Keimling. Siehe hierzu auch Abschnitt III, Tabelle I, II und S. 407. Erst am vierten Tage hört

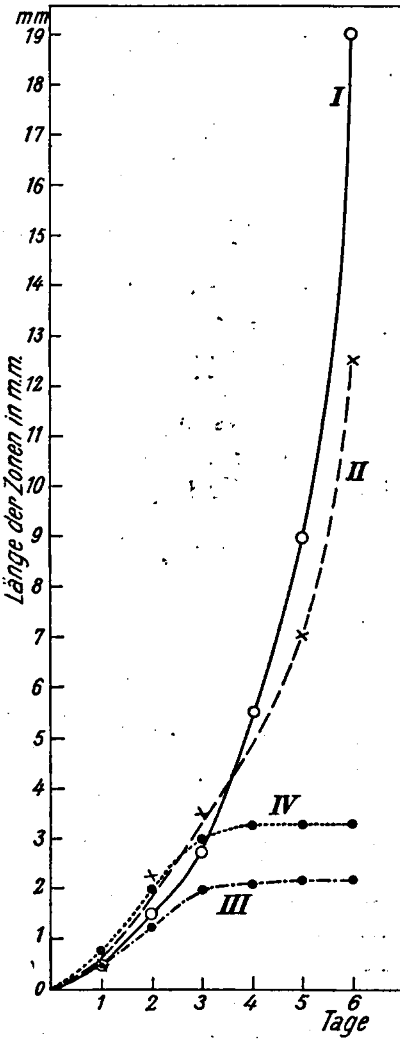


Abb. 4. Beschreibung im Text.

das Wachstum ganz auf; ausserdem ist aus den Kurven ersichtlich, dass *Lupinus*-Keimlinge, denen man die Spitze und Kotyledonen abgeschnitten hat, kein Zentrum der Wuchsstoffproduktion regenerieren. Was die allgemeinen Wachstumserscheinungen von *Lupinus* anbelangt, so ähneln sie denen von *Helianthus* sehr. *Lupinus* gehört also zum zweiten Wachstumstypus von du Buy und Nuernbergk.

§ 3. Das Vorkommen und die Verbreitung des Wuchsstoffes im Lupinus-Keimling.

Aus dem Verhalten der Keimlinge nach Dekapitation lässt sich schon ableiten, dass die Hypokotyle Wuchsstoff enthalten. Es wurden daher Stücke von 7 mm Länge aus verschiedenen Zonen von Hypokotylen verschieden alter Keimlinge geschnitten. Aus untenstehender Tabelle geht hervor, dass im Hypokotyl tatsächlich Wuchsstoff vorhanden ist, womit das langanhaltende Wachstum der Hypokotyle erklärt ist.

TABELLE IV.

Wuchsstoffmengen extrahiert aus Hypokotylstücken von *Lupinus albus* von 7 mm Länge aus dem oberen (o), mittleren (m), und unteren (u) Teil von Hypokotylen verschieden alter Keimlinge. Mittelwerte aus 100 Analysen. Extraktionzeit: 2 Stunden.

3 Tage (Länge ± 2 cm) [1]		4 Tage (Länge ± 3 cm)			6 Tage (Länge ± 8.5 cm)		
o	u	o	m	u	o	m	u
8.0° ± 0.4	8.5° ± 0.3	7.1° ± 0.4	7.0° ± 0.3	7.1° ± 0.4	9.5° ± 0.4	5.1° ± 0.4	3.5° ± 0.4

Die Wuchstoffverteilung im Hypokotyl ist deutlich aus dieser Tabelle zu ersehen. Bei 6 Tage alten Pflanzen enthalten die basalen Zonen (deren Zellen schon beinahe ihre „definitive Länge" erreicht haben, siehe du Buy und Nuernbergk S. 519), weniger Wuchsstoff als die oberen Zonen.

[1]) Unter Länge ist zu verstehen die gesamte Länge des Hypokotyls.

Aber nicht nur in den Hypokotylen, sondern auch in anderen wachsenden Teilen der Keimlinge kommt Wuchsstoff vor. In Tabelle V sind die Analyseresultate junger Epikotyle von 6 Tage alten Keimlingen und von jungen, etiolierten Blättern von 10 Tage alten Keimlingen wiedergegeben.

TABELLE V.

Durchschnittliche Wuchsstoffmengen extrahiert aus 48 Epikotylen von 6 Tage alten, und 12 Blättern von 10 Tage alten Keimpflanzen von *Lupinus albus*.

Epikotyle; Extraktionszeit 1 Stunde	10.0° ± 0.3
Blätter; Extraktionszeit 2 Stunden................	12.0° ± 0.5

Das Vorkommen von Wuchsstoff in den Epikotylen stimmt überein mit den Befunden von Fliry (1932, S. 164), der das Vorkommen von Wuchsstoff in den Epikotylen von *Helianthus* nachwies.

§ 4. Hat Lupinus ein Wuchsstoffproduktionszentrum?

Wie wir gesehen haben, findet man in allen wachsenden Teilen des *Lupinus*-Keimlinges ziemlich grosse Mengen Wuchsstoff. Man kann jetzt folgende Fragen stellen:

1. Werden die Wuchsstoffmengen von einem Zentrum produziert?
2. Bilden die Zellen selbst den Wuchsstoff?

Ad 1. Wenn die Pflanzen ein spezielles Wuchsstoffproduktionszentrum besässen, wäre dies Zentrum nach Untersuchungen von Fliry (1932) in den Epikotylen lokalisiert. Das ist aber nicht der Fall, denn wenn man bei 2 Tage alten Keimpflanzen die Epikotyle und die Anlagen der Adventivknospen in der Achsel der Kotyledonen entfernt, die Kotyledonen aber stehen lässt, wachsen die Hypokotyle unverändert weiter, wie aus Tabelle VI hervorgeht.

TABELLE VI.

Länge von Keimpflanzen von *Lupinus albus*, deren Spitzen 2 Tage nach Keimung entfernt sind, 7 Tage nach dieser Operation. Mittelwert aus 25 Messungen.

ohne Spitze	intakt
13.3 cm ± 0.5	13.5 cm ± 0.7

Es wäre jetzt noch möglich, dass das Produktionszentrum in den Kotyledonen liegt. Von van Overbeek wurde nachgewiesen, dass bei Keimpflanzen von *Raphanus sativus* und *Lepidium sativum* die Kotyledonen die Wuchsstoffproduktionszentren sind (1932, S. 1325). Das ist aber bei Lupinus nicht der Fall, denn dagegen spricht die Polarität des Wuchsstofftransportes in basipetaler Richtung sowohl in den Epikotylen, wie im Hypokotyl (siehe Tabelle VII).

TABELLE VII.

Auxinmengen transportiert durch Stengelstücke ausgewachsener epikotyler Achsen von *Lupinus albus* in normaler und inverser Stellung; sowie durch normal und invers gestellte Zylinder von Hypokotylen von Lupinus-Keimlingem. Länge der Zylinder: 7 mm. Transportzeit: 3 Stunden. Konzentration des Auxins: 100°.

Hypokotylzylinder		Zylinder aus den Plumulae	
normal	invers	normal	invers
17.8° ± 0.2	0.5° ± 0.2	1.40° ± 0.2	0.0°

Ausserdem haben Versuche, Wuchsstoff aus den Kotyledonen zu extrahieren, gezeigt, dass sie nicht als Wuchsstoffproduktionszentren in Frage kommen.

Der Nachweis des Wuchsstoffes wurde versucht nach drei Methoden:

1. Die Extraktion auf die bekannte Weise mit Hilfe von Agarwürfeln (siehe F. W. Went 1928, S. 20) ergab

im Durchschnitt 0.5° je Würfel, je Stunde Extraktion, je Kotyle. (Mittelwert aus etwa 150 Analysen.)

2. Die Extraktionsmethode von Kögl und Haagen Smit (1931). Kurz gesagt ist das Verfahren folgendes:

600 abgeschnittene Kotyledonen von 3 Tage alten Pflanzen werden mit ihrer Schnittfläche auf nassen Sand gesetzt. Nach 6 Stunden werden die Kotyledonen entfernt und das Wasser, dass jetzt etwaigen Wuchsstoff enthält, abfiltriert. Diese Flüssigkeit wird mit peroxyd-freiem Aether geschüttelt. Der im Wasser gelöste Wuchsstoff geht dabei in den Aether über. Nach Abgiessen des Wassers kann man den Aether eindampfen bis der Wuchsstoff hochkonzentriert übrig bleibt. Dieser Rest wird verdünnt durch Beimisschen von einigen Tropfen sogenannter „Verdünnungsflüssigkeit" (eine Lösung von Aqua dest., KCl und Eisessig). Einige Agarwürfelchen werden eingebracht. Nach etwa 1 ½ Stunden werden diese Würfelchen auf Avena analysiert. Es ergab sich mit dieser Methode, dass ein Kotyl je Stunde, je Würfelchen 0.8° liefert.

3. Vor kurzer Zeit erschien eine Publikation von Boysen-Jensen (1933), worin dieser eine neue Methode zum Nachweis des Wuchsstoffes beschreibt. Mit Hilfe dieser Methode konnte er zeigen, dass Wurzelspitzen, aus denen bisher mit den beiden oben beschriebenen Methoden kein Wuchsstoff extrahiert werden konnte, beträchtliche Mengen Wuchsstoff enthalten. Boysen-Jensen verwendete dazu Dextroseagar. Ich benutzte daher ebenfalls diese Methode, konnte aber nach 3-stündiger Extraktion keinen Wuchsstoff nachweisen.

Aus diesen Tatsachen geht hervor:

Erstens, dass die Kotyledonen von Lupinus keine Wuchsstoffproduktionszentren sind;

Zweitens, dass die Zellen im Stande sind aus den Nährsubstanzen der Koletydonen selbst den Wuchsstoff zu bilden, oder von den Kotyledonen abgegebene inaktive Vorstufen von Wuchsstoff zu aktivieren.

§ 5. Wird die Produktion des Wuchsstoffes im Hypokotyl durch die Schwerkraft beeinflusst?

Wie wir gesehen haben, zeigte F. W. Went (S. 95), dass Licht die Wuchsstoffproduktion in der *Avena*koleoptile herabsetzt. Von Dolk wissen wir (S. 13), dass die Schwerkraft keinen Einfluss auf die Produktion hat. Bei gewissen Dikotylen zeigte van Overbeek (1933, S. 572), dass die Wuchsstoffproduktion nicht vom Lichte beeinflusst wird. Es wurde daher untersucht, ob die Schwerkraft die Produktion des Wuchsstoffes beeinflusst.

TABELLE VIII.

Wuchsstoffmengen aus Hypokotylzylindern von *Lupinus albus* in normaler und horizontaler Stellung extrahiert. Länge der Zylinder 7 mm, aus 6 Tage alten Pflanzen geschnitten. Extraktionszeit: 1 Stunde.

normal	horizontal
5.1° ± 0.7	4.1° ± 0.7
4.5° ± 0.7	4.0° ± 0.7

Aus den Zahlen der obenstehenden Tabelle ist zu entnehmen, dass **die Schwerkraft keinen Einfluss hat auf die Bildung des Wuchsstoffes im Hypokotyl.**

Avena und *Lupinus* verhalten sich in dieser Hinsicht also gleich.

B. Der Einfluss der Schwerkraft auf die Verteilung des Wuchsstoffes im horizontalen Hypokotyl.

Aus den Hypokotylen 6 Tage alter Keimlinge wurde ungefähr 1.5 cm unter den Kotyledonen aus der wachsenden Zone ein Stück von 7 oder 16 mm herausgeschnitten. Die Stücke wurden in der schon beschriebenen Weise auf das Rasiermesser gesetzt und in horizontale Lage gebracht.

Weil nachher die Zahlen aus diesen Versuchen für eine quantitative Analyse benutzt werden sollten, wurde dafür gesorgt, dass die Hypokotylzylinder während der Transport-

versuche nicht wuchsen, damit Verbrauch des Wuchsstoffes und Krümmung der Zylinder nicht auftreten konnten. Zu diesem Zwecke werden die Zylinder und die Würfelchen vor Anfang des Versuches mit Fliesspapier getrocknet.

§ 1. Versuche an 7 mm langen Hypokotylzylindern ohne zugeführten Wuchsstoff.

Wie wir gesehen haben, enthalten die Hypokotyle von *Lupinus* in ihrer wachsenden Zone Wuchsstoff. Es wurde daher erst untersucht, ob sich ein Einfluss der Schwerkraft auf diesen im Hypokotyl vorhandenen Wuchsstoff feststellen liess. Aus Tabelle IX geht hervor, dass tatsächlich die Schwerkraft eine ungleichmässige Verteilung des Wuchsstoffes im horizontalen Hypokotyl hervorruft. Die untere Seite enthält mehr Wuchsstoff als die obere Seite.

TABELLE IX.

Wuchsstoffmengen aus den beiden Hälften von Hypokotylzylindern von *Lupinus albus*. Versuchsdauer: 2 Stunden.

	Oberseite	Unterseite
4 Tage alte Pflanzen	7.0° ± 0.4	9.3° ± 0.3
6 Tage alte Pflanzen	1.9° ± 0.5	4.2° ± 0.5

Da aber die Mengen des aufgefangenen Wuchsstoffes oft zu gering waren und die Versuchsfehler daher zu gross, sind weitere Versuche ausgeführt unter Zuführung von a-Auxin. Die Werte werden dann regelmässiger.

§ 2. Versuche an 7 mm langen Hypokotylzylindern unter Zuführung von a-Auxin.

In folgenden Versuchen ist immer ein auxinhaltiges Agarwürfelchen am apikalen Ende aufgesetzt. Die Auxinkonzentration war meistens 100°, auch 300° und 600° wurden dann und wann verwendet. In Tabelle X sind

die Mittelwerte wiedergegeben aus 393 Bestimmungen als Prozente der totalen Menge aufgefangenen Wuchsstoffes.

TABELLE X.

Quantitative Wuchsstoffmengen aus den zwei Hälften von Hypokotylzylindern von *Lupinus albus*. Die erste und zweite Spalte geben die Werte bei horizontaler Lage der Hypokotylen, die dritte und vierte Spalte die Werte für die Kontrollen, also in vertikaler Stellung. Versuchsdauer: 4 Stunden. Konzentration des Auxins: 100°, 300°, 600°. Mittelwert aus 393 Bestimmungen bei den Horizontalversuchen und 50 bei den Kontrollen.

Horizontal		Aufrecht	
obere Hälfte 32,5 %	untere Hälfte 67.5 %	rechte Hälfte 49.5 %	linke Hälfte 50.5 %

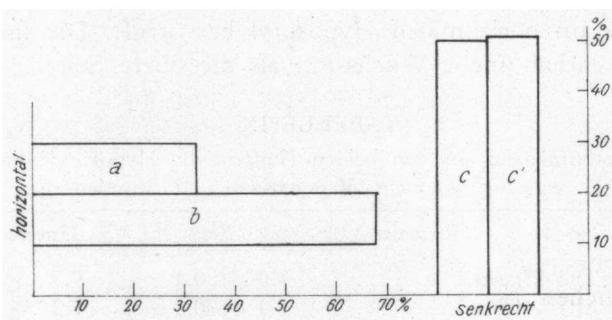


Abb. 5. *Lupinus albus:* Verteilung des Wuchsstoffes beim Transport in horizontaler und aufrechter Haltung. *a:* Wuchsstoffmenge, welche in das obere Würfelchen gelangt ist, in Prozenten der Gesamtmenge. *b:* Wuchsstoffmenge, welche in das untere Würfelchen gelangt ist. *c* und *c'*: Wuchsstoffmengen, welche bei Kontrollversuchen in das linke und rechte Würfelchen gelangt sind.

Diese Werte werden in Abb. 5 in einem Blockdiagram dargestellt.

Die oben gegebenen Werte sind quantitativ, weil sie später für quantitative Zwecke gebraucht werden. Um zu kontrollieren, ob die Differenzen über dem mittleren

Fehler liegen, wurde dieser nach jedem Versuche bestimmt.

Die selben Versuche sind auch ausgeführt worden mit *Lupinus angustifolius*. Die gefundenen Werte sind wiedergegeben in Tabelle XI.

TABELLE XI.

Werte, erhalten mit *Lupinus angustifolius*. Versuchsdauer: 4 Stunden. Konzentration des Auxins: 100°. Mittelwert aus 33 Pflanzen.

obere Hälfte	untere Hälfte
40.4 %	59.6 %

Aus den Tabellen und Abb. 5 geht hervor, dass bei Lupinus die untere Seite mehr Wuchsstoff enthält als die obere Seite. (Für *Lupinus albus* etwa 34.8 % und für *Lupinus angustifolius* etwa 19.2 %).

Unter Einwirkung der Schwerkraft tritt im Hypokotyl von Lupinus dieselbe ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes ein, die Dolk in der Koleoptile von Avena nachgewiesen hat.

Die in dieser Arbeit angegebenen Werte für die Differenz der Wuchsstoffkonzentrationen, für die durchschnittliche Krümmung des Hypokotyls (S. 435), für ihren durchschnittlichen Durchmesser (S. 435) und für das durchschnittliche Wachstum des Hypokotyls in normaler Stellung, unterscheiden sich von denen, welche ich in meiner vorläufigen Mitteilung veröffentlicht habe (Dijkman 1933, Proc. Kon. Akad. Wet. Bd. XXXVI, S. 749). Das erklärt sich dadurch, dass in der Zeit, wo meine vorläufige Mitteilung im Druck war, mein statistisches Material noch zunahm.

§ 3. Beziehung zwischen der Einwirkungszeit der Schwerkraft und der Wuchsstoffverteilung.

Man könnte erwarten, dass bei Verlängerung der Einwirkungszeit der Schwerkraft die Differenz zwischen Wuchsstoffmenge in der oberen und unteren Hälfte des

horizontalen Hypokotyls grösser wird. Es wurden daher Analysen gemacht nach ½, 1, 2 und 3 Stunden langer Einwirkung der Schwerkraft. In Tabelle XII und Abb. 6 sind die Resultate dargestellt.

TABELLE XII.

Prozentuale Differenzen zwischen den Wuchsstoffmengen aus den oberen und unteren Hälften von 7 mm langen Hypokotylzylindern von *Lupinus albus* nach einer Versuchsdauer von ½, 1, 2 und 3 Stunden. Zum Vergleich ist die Differenz nach 4-stündiger Einwirkung auch in die Tabelle aufgenommen. Erste Spalte: Einwirkungszeit. Zweite Spalte: Wuchsstoffdifferenzen. Dritte Spalte: Anzahl der verwendeten Pflanzen. Auxinkonzentration: 100°, 300°, 600°.

½ Stunde	0 %	Pflanzen 24
1 "	43.2 %	" 34
2 "	25.6 %	" 92
3 "	30.2 %	" 101
4 "	35.0 %	" 393

Im Gegensatz zu der oben ausgesprochenen Erwartung geht aus der Tabelle und der Abbildung hervor, dass die Differenzen mit der Zeit nicht grösser werden, sondern **konstant** bleiben.

Es sei hier bemerkt, dass die Bestimmungen in der ersten halben Stunde schon eine Differenz aufweisen, die aber innerhalb der Fehlergrenze fällt, sodass hier angenommen

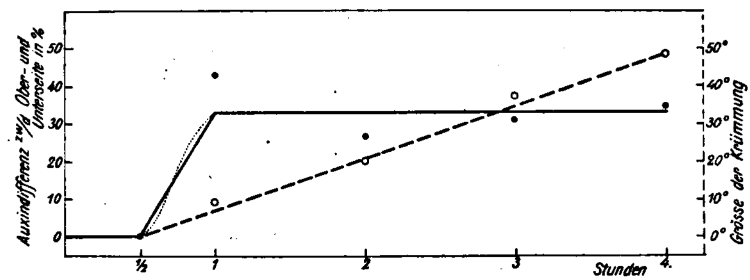


Abb. 6. Beziehung zwischen Wuchsstoffdifferenz, Krümmung und Zeit. Ausgezogene Linie: Wuchsstoffdifferenz. Unterbrochene Linie: Krümmungswinkel der Hypokotyle in Graden.

werden muss, dass noch keine ungleiche Wuchsstoffverteilung eingetreten ist. Innerhalb der zweiten halben Stunde wurden keine Messungen ausgeführt. Nach einer Stunde ist die Differenz schon maximal. Es war mir leider nicht möglich, das Verhalten des Wuchsstoffes innerhalb der ersten Stunde des Versuches genauer zu untersuchen. Hoffentlich kann später an einem Objekt mit einer grösseren Menge eigenen Wuchsstoffes der Verlauf der Kurve innerhalb dieser Zeit genauer festgestellt werden.

Das Ende der Verteilungskurve, das das Verhalten der Wuchsstoffverteilung wiedergeben würde, wenn das Hypokotyl sich ganz aufgerichtet hat und die Schwerkraft nicht mehr eine ungleiche Verteilung bedingt, konnte aus Zeitmangel nicht untersucht werden. Es wäre von grösstem Interesse, wenn das später noch einmal festgestellt werden könnte, denn es bestehen doch zwei Möglichkeiten, entweder die Kurve fällt ebenso plötzlich, wie sie gestiegen ist, oder sie fällt allmählich. [1])

Bemerkenswert ist, dass die erste einwandfreie Krümmung im gleichen Zeitabschnitt auftritt, wo die ersten messbaren Wuchsstoffdifferenzen zwischen oberer und unterer Hälfte nachzuweisen sind.

§ 4. Versuche mit Hypokotylzylindern von 16 mm Länge.

Die oben beschriebenen Versuche sind auch mit 16 mm langen Zylindern ausgeführt. Die gefundenen Werte sind in folgender Tabelle wiedergegeben.

Es stellt sich also heraus, dass die Differenzen dieselbe Grösse haben, wie bei 7 mm langen Zylindern.

---

[1]) Aus der Arbeit von Dolk ergab sich, dass schon eine Stunde nach Ablauf der Reizung, der Wuchsstoff nicht mehr ungleich verteilt ist. Man kan also einen Abfall der Kurve innerhalb einer Stunde erwarten.

TABELLE XIII.

Quantitative Wuchsstoffmengen aus Ober- und Unterseite von 16 mm langen, horizontal gestellten Hypokotylzylindern von *Lupinus albus*. Versuchsdauer 3 und 4 Stunden. Auxinkonzentration: 100°, Mittelwert aus 30, bezw. 24 Pflanzen.

3 Stunden		4 Stunden	
oben	unten	oben	unten
26.4 %	73.6 %	31.8 %	68.2 %

§ 5. Beziehung zwischen verschiedenen Lagen und Wuchsstoffverteilung.

Es war jetzt zu untersuchen, welchen Einfluss ein beliebiger anderer, von der Senkrechten abweichender Winkel auf die Wuchsstoffverteilung ausübt. Nach dem Obenstehenden ist zu erwarten, dass die Differenzen bei anderer Lage konstant bleiben. Ausgeführt wurden Versuche unter einem Winkel von 30° und 45° zur Senkrechten.

TABELLE XIV.

Differenzen zwischen den Wuchsstoffmengen aus oberen und unteren Hälften von Hypokotylzylindern von *Lupinus albus*. Versuchsdauer: 4 Stunden.

Winkel	Wuchsstoffdifferenz	Anzahl Pflanzen
90°	35.0 %	393
45°	31.8 %	100
30°	33.0 %	114

Es zeigt sich also, dass die Differenzen in der Tat konstant bleiben.

§ 6. Die Empfindlichkeit verschiedener Zonen des Hypokotyls für den Schwerereiz.

Dolk (1930, S. 75) hat gezeigt, dass bei *Avena* eine Zone von 10 mm unter der Spitze noch geotropisch empfindlich ist.

Schon Haberlandt (1908), von Guttenberg (1911) und Herzog (1925) untersuchten die Lokalisierung der

für die Schwerkraft empfindlichen Zone bei verschiedenen Objekten.

Herzog zeigte an Hypokotylen einiger Dikotylenkeimlinge (*Vicia sativa, Brassica napus, Linum usitatissimum* und *Lepidium sativum*), dass ein Spitzenstück von 11 bis 18 mm gleichmässig empfindlich ist; dagegen sind die basalen Teile nicht empfindlich. Es erschien von Interesse auch für *Lupinus*hypokotyle die geotropische Empfindlichkeit verschiedener Zonen zu untersuchen.

Ich habe versucht, durch Transportversuche mit geschiedener Extraktion die Perzeptionsfähigkeit festzustellen. Es wurden aus 6 Tage alten Keimlingen von *Lupinus albus* aus der Mitte (5 cm unterhalb der Kotyledonen) und an der Basis (gerade über dem Wurzelhals) Zylinder von 7 mm Länge geschnitten und in der üblichen Weise behandelt. Untenstehende Tabelle gibt die Resultate dieser Versuche.

TABELLE XV.

Wuchsstoffmengen aus der Ober- und Unterseite von Hypokotylzylindern von *Lupinus albus* in einer Entfernung von 5 cm unter den Kotyledonen. Auxinkonzentration: 100°. Versuchsdauer: 4 Stunden. Anzahl der Zylinder: 41.

oben	unten
35 %	65 %
40 %	60 %
36.5 %	63.5 %
36 %	64 %

Die Resultate der Versuch mit den basalen Zylindern sind nicht eindeutig, ich möchte daher die Werte nicht veröffentlichen. Wahrscheinlich könnte eine grössere Anzahl von Versuchen hier entscheiden.

Aus der Tabelle geht jedenfalls hervor, dass bei den Hypokotylen von 6 Tage alten *Lupinus*keimlingen auf einer Strecke von 5 cm unter den Kotyledonen der Wuchsstoff ungleich verteilt wird (die Zone aus der die Zylinder

geschnitten wurden liegt bei 4-stündiger Reizdauer im Gebiete unter der Mitte der geotropisch gekrümmten Strecke). Da im vorliegenden Falle die ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes nicht durch Reizleitung, sondern durch die Schwerkraft selber verursacht wird, können wir aus den oben angegebenen Zahlen schliessen, dass Hypokotyle von *L. albus* auf einer Strecke von wenigstens 5 cm unter den Kotyledonen geotropisch empfindlich sind.

Die Ergebnisse stimmen also überein mit den Beobachtungen von Herzog und Dolk.

C. Wachstumsmessungen.

Für die quantitative Erklärung der geotropischen Krümmung ist es nötig, das Längenwachstum von aufrechtstehenden Hypokotylen zu bestimmen. Die Messungen geschahen mit einem Kathetometer. Weitere Einzelheiten der Methodik findet man auf S. 405.

TABELLE XVI.

Längenzuwachs von Hypokotylen von *Lupinus albus* in 4 Stunden. Die Werte sind Mittelwerte aus 50 Messungen. Versuchsdauer: 4 Stunden. Stellung der Hypokotyle senkrecht.

4 Stunden	2.29 mm
3 „	1.7175 „
2 „	1.144 „
1 „	0.5725 „

TABELLE XVII.

Wie Tabelle XVI. Für *Lupinus angustifolius*.

4 Stunden	1.981 mm
3 „	1.40975 „
2 „	0.9305 „

D. Beziehung zwischen Längenwachstum und Wuchsstoffkonzentration.

Die Basis, auf der wir später unsere quantitative Analyse aufbauen (siehe Abschnitt V), ist die Beziehung zwischen

dem Längenwachstum und der Konzentration des Wuchsstoffes.

Aus Untersuchungen von F. W. Went und van der Weij, wissen wir, dass bei *Avena*koleoptilen innerhalb bestimmter Grenzen eine Proportionalität besteht zwischen dem Wachstum und der Konzentration des Wuchsstoffes.

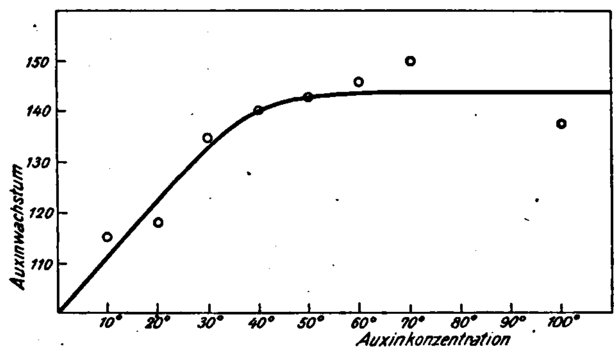


Abb. 7. Beschreibung im Text.

Auch bei Lupinus besteht eine solche Proportionalität, wie sich aus Abb. 7 ergibt.

Wir wissen, dass *Lupinus*hypokotyle einige Zeit lang ein konstantes eigenes Wachstum besitzen (vgl. Abschnitt III, § 3, S. 405). Den Wert dieses Eigenwachstums habe ich als 100 angenommen und die Werte nach Aufsetzen von Wuchsstoff hierauf umgerechnet.

Ich habe wegen mangelnden Raumes das eigene Wachstum nicht eingezeichnet, sodass im Diagram nur die Vermehrung des Wachstums durch Auxin angegeben ist.

Die Methodik der Messungen war dieselbe, wie die für die Messung des eigenen Wachstums, nur wurden hier apikal Agarwürfel mit a-Auxin von verschiedener Konzentration aufgesetzt.

E. Krümmungsversuche.

Für die quantitative Erklärung der geotropischen

Krümmung müssen wir die Grösse der geotropischen Krümmung nach verschieden langer Einwirkung der Schwerkraft kennen.

Untenstehende Tabellen geben die gefundenen Werte. Die Methodik findet man auf S. 406.

TABELLE XVIII.

Geotropische Krümmung von Hypokotylen von *Lupinus albus* nach verschieden langer Reizung in horizontaler Lage.

Zeit	Krümmungswinkel	Anzahl Pflanzen
½ Stunde	0 °	30
1 „	9.3°	19
2 „	20.0°	18
3 „	37.6°	115
4 „	48.6°	239

TABELLE XIX.

Wie Tabelle XVIII. Für *Lupinus angustifolius*.

Zeit	Krümmungswinkel	Anzahl Pflanzen
2 Stunden	32.6°	65
3 „	51.4°	63
4 „	55.4°	144

ABSCHNITT V.

Die quantitative Analyse der geotropischen Krümmung.

Im vorigen Abschnitt ist gezeigt worden, dass die Schwerkraft im horizontalen Hypokotyl eine Aenderung in der Wuchsstoffverteilung bedingt. Die untere Hälfte bekommt 34,5 % mehr Wuchsstoff als die obere Hälfte.

Durch die Untersuchungen von F. W. Went und van der Weij wissen wir, dass bei *Avena*koleoptilen ein konstantes Verhältnis besteht zwischen Wachstumsgeschwindigkeit und Wuchsstoffmenge. Aus meinen Unter-

suchungen auf S. 425 hat sich ergeben, dass diese Beziehung auch bei *Lupinus* besteht.

Wenn die geotropische Krümmung tatsächlich entsteht durch das von der ungleichen Wuchsstoffverteilung verursachte ungleiche Wachstum der beiden Seiten, muss sich die Richtigkeit folgender Erwägungen beweisen lassen.

Vergleichen wir die Wuchsstoffdifferenz und Längendifferenz zwischen Unter- und Oberseite eines sich krümmenden Hypokotyls, dann muss zwischen diesen beiden dasselbe Verhältnis bestehen, wie zwischen dem Wachstum und der Wuchsstoffkonzentration beim Hypokotyl in normaler Stellung.

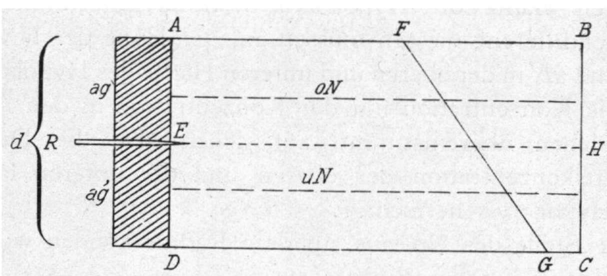


Abb. 8. Beschreibung im Text.

Um diese Beziehung zu prüfen, müssen wir also noch folgendes wissen:

a. die Längendifferenz zwischen Unter- und Oberseite des gekrümmten Hypokotyls,

b. das Wachstum des senkrechten Hypokotyls.

Bevor wir aber zu der Berechnung der Längendifferenz übergehen, müssen wir uns Folgendes überlegen.

In Abb. 8 ist schematisch wiedergegeben ein Hypokotylstück *ABCD* in horizontaler Lage auf dem Rasiermesser *R*; *ag* und *ag'* sind die vom Rasiermesser getrennten, an der Basis des Hypokotyls befestigten Agarwürfelchen.

Setzen wir voraus, dass die Konzentration des Wuchs-

stoffes von der Ober- bis zur Unterseite gleichmässig zunimmt (dies ist in der Abbildung durch die Linie *FG* wiedergegeben), dann bestimmen wir bei der Analyse der Agarwürfelchen den Mittelwert der Konzentrationen verschiedener Grösse, die aus der Schnittfläche *AE* in das obere und der Fläche *ED* in das untere Agarwürfelchen diffundiert sind. Die Konzentration im oberen Agarwürfelchen ist also die mittlere Konzentration in der oberen Hälfte des horizontalen Hypokotyls. Dasselbe gilt für das untere Würfelchen und die untere Hälfte des Hypokotyls. [1])

Es ist jetzt deutlich, dass, wenn wir die Differenz zwischen der durchschnittlichen Konzentration in der oberen und unteren Hälfte des Hypokotyls bestimmen, wir auch die Längendifferenz messen müssen auf der Höhe der Niveaus *oN* und *uN* in der oberen und unteren Hälfte des Hypokotyls, wo die Konzentration mit der Konzentration in den Agarwürfelchen übereinstimmt, auf denen also die Durchschnittskonzentration der oberen und der unteren Hälfte des Hypokotyls herrscht.

Die Stelle des Niveaus auf dem Radius können wir auf folgende Weise berechnen:

Betrachten wir Abb. 9, dann sehen wir in der linken Ecke die Schnittfläche eines Hypotylzylinders schematisch wiedergegeben. Die Zellen an der oberen Seite *A* haben eine kleinere Wuchsstoffkonzentration als die Zellen auf der Linie *MR*, ausserdem ist aber auch die Anzahl der Zellen mit geringerer Konzentration kleiner, als die mit einer höheren Wuchstoffkonzentration. Es ist deutlich, dass die durchschnittliche Konzentration im Agarwürfelchen bestimmt wird von der Anzahl der Zellen (gleicher Konzentration) in den verschiedenen Schichten. In den Zonen,

[1]) Die Agarwürfelchen wurden vollkommen von der Schnittfläche bedeckt, wodurch die Wuchsstoffkonzentration im Würfelchen übereinstimmt mit der durchschnittlichen Konzentration in der entsprechenden Hälfte des Zylinders.

wo die Konzentration hoch ist, sind auch die meisten Zellen, in den Zonen mit kleiner Konzentration ist die Anzahl der Zellen gering. Auf der Höhe des Rasiermessers wird also eine grosse Anzahl Zellen ihren Wuchsstoff von hoher Konzentration an das Agarwürfelchen abgeben.

Hierzu will ich noch Folgendes bemerken: Van der Weij (1931, S. 488) hat gezeigt, dass bei *Avena*-koleoptilen die Gefässbündel für den Wuchsstofftransport nicht in Betracht kommen.

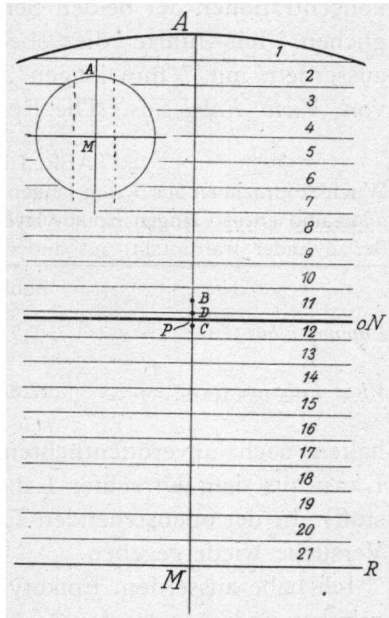


Abb. 9. Erklärung im Text. Es sei bemerkt, dass der Punkt *P* der Deutlichkeit halber zu hoch über *C* gezeichnet is.

Während meiner Transportversuche kam mir die Vermutung, dass das Mark des Hypokotyls keinen Wuchsstoff enthalte. Folgender Versuch hat die Richtigkeit dieser Vermutung wahrscheinlich gemacht.

Mit einer dünn ausgesogenen Glaskapillare, deren Durchmesser ungefähr dem mittleren Durchmesser des Markes entsprach, wurde aus einer Anzahl von 7 mm langen Hypokotylzylindern von *Lupinus albus* das Mark vorsichtig ausgebohrt. Durch die Verletzung beim Bohren bildete sich ein Tropfen Pressaft um den Bohrer, nach dessen Entfernung wurde der Tropfen mit Fliespapier abgetrocknet. Die Zylinder wurden dann auf ein Agarwürfelchen gesetzt und diese nach einer bestimmten Zeit auf ihren Wuchsstoffgehalt untersucht. Im gleichen Versuch wurden zur Kon-

trolle gleich grosse, nicht ausgebohrte Hypokotylzylinder auf Agarwürfel gesetzt und diese nach derselben Extraktionszeit ebenfalls analysiert. Die durchschnittliche Auxinkonzentrationen der beiden Serien wurden miteinander verglichen. Ich führte die oben beschriebenen Versuche ausserdem mit 7 mm langen Zylindern aus dem Epikotyl von *Vicia Faba* aus. (Die Epikotyle von *Vicia Faba* ent-

TABELLE XX.

Wuchsstoffmengen aus 7 mm langen Hypokotylzylindern von *Lupinus albus* und ebenso langen Epikotylzylindern von *Vicia Faba*. Ein Teil der Zylinder war intakt, aus anderen wurde das Mark ausgebohrt.

	hohl	Anzahl	intakt	Anzahl
Lupinus albus	7.7°	23	7.1°	11
Vicia Faba	12.8°	17	12.0°	18

halten nach unveröffentlichten Versuchen von van der Laan aus dem Utrechter Laboratorium sehr viel Wuchsstoff). In der obenstehenden Tabelle sind die Zahlen meiner Versuche wiedergegeben.

Ich habe ausserdem Epikotylstücke von *Vicia Faba* ausgebohrt und in einer feuchten Kammer horizontal gelegt. Nach etwa 1½ Tagen waren alle gekrümmt, wenn auch schwächer als die intakten Kontrollen. Da aber die Anzahl der Versuchspflanzen zu klein ist, haben diese Versuche für mich keine allzu grosse Beweiskraft. Dagegen machen es die anderen Ergebnisse (S. 430, Tabelle XX) wahrscheinlich, dass das Mark keinen Wuchsstoff enthält.

Diese Tatsachen stimmen nicht ganz mit den Erfahrungen von Cholodny an ausgebohrten *Lupinus*hypokotylen überein. Er bohrte aus dem Hypokotyl den Zentralzilinder aus, stellte ersteres horizontal und fand dann, dass es innerhalb von 23 Stunden nicht krümmungsfähig ist. Steckt man aber eine Spitze der Koleoptile von *Zea Mais* in das ausgebohrte Hypokotyl, so krümmt es sich schon nach 5-6

Stunden. Die Krümmung ist aber streng beschränkt auf die Stelle, an der die Maisspitze sitzt.

Wie der Widerspruch zwischen meinen Befunden und denen von Cholodny zu erklären ist, konnte ich leider nicht mehr untersuchen; ich vermute, dass dies zusammenhängt mit der Grösse des ausgebohrten Teiles.

Bestimmen wir jetzt für die obere Hälfte des Hypokotylzylinders die Lage des Niveaus, auf dem die Wuchsstoffkonzentration mit der im Agarblock übereinstimmt.

Man könnte annehmen, dass dieses Niveau den Radius AM in B schneidet. $MB = \frac{1}{2}$ r ist.

Das ist aber nicht ganz richtig; die Wuchsstoffkonzentration nimmt zu von der Oberseite nach der Unterseite des Hypokotyls. Es ist nun zwar unmöglich, den genauen Ort des Niveaus zu bestimmen, wir können seine Lage aber folgendermassen ungefähr berechnen:

Nehmen wir an, dass alle Zellen gleich gross sind. Wir können den Querschnitt eines Hypokotyls vergrössert auf Millimeterpapier zeichnen. Wählen wir z.B. einen Radius von 42 cm. Wir teilen die Oberfläche in zwei Hälften durch die Mittellinie (Rasiermesser *R*, Abb. 9). Die obere Hälfte wird z.B. in 21 Zonen geteilt von gleicher Höhe; 21 ist eine willkürliche, unebene Anzahl.

Der Durchschnitt des Markes beträgt ungefähr $^1/_8$ des Querschnittes des Hypokotyls. Er wird durch die 7 letzten Zonen ebenfalls geschnitten. Wir können jetzt zählen, wieviel Zellen die verschiedenen Zonen enthalten und in den letzten 7 Zonen die Zellen des Markes abziehen.

Aus den 4-stündigen Transportversuchen wissen wir, dass die Wuchsstoffkonzentration des oberen Würfelchens 3,8° beträgt. Wir nehmen an, dass diese Konzentration in der 11. Zone herrscht. Auch wissen wir, dass die Wuchsstoffdifferenz zwischen dem unteren und oberen Würfelchen 4,1° beträgt. [1]) Wir kennen jetzt auch den Konzentrations-

[1]) Siehe Tabelle XXI, S. 441.

verfall in den Zonen in der oberen Hälfte des Hypokotyls, diese beträgt 0,205° je Zone. Jetzt können wir die Konzentration der einzelnen Zonen berechnen.

Die Konzentration der Zonen multipliziert mit der Anzahl der Zellen der jeweiligen Zonen wird die Wuchsstoffmenge sein, die pro Zeiteinheit aus den verschiedenen Zonen ausgeschieden wird. Die Summe dieser Werte geteilt durch die Summe der Zellenanzahlen einzelner Zonen wird einen Wert ergeben, die der Konzentration der gesuchten Zone darstellt. Die Mitte die gesuchten Zone ist das Niveau *oN* (Abb. 9).

Durch folgende Berechnung können wir die Stelle dieses Niveaus auf den Radius feststellen.

Zone	Gesamtanzahl der Zellen auf dem Querschnitt.	Anzahl der Zellen im Mark.	Anzahl der peripheren Zellen O	Wuchsstoffkonzentration K	Produkt K × O
1	35	0	35	1.750	61.25
2	62	0	62	1.955	121.21
3	80	0	80	2.160	172.80
4	92	0	92	2.365	217.58
5	104	0	104	2.570	267.28
6	114	0	114	2.775	316.35
7	122	0	122	2.980	363.56
8	128	0	128	3.185	407.68
9	136	0	136	3.390	461.05
10	142	0	142	3.595	510.49
11	146	0	146	3.800	554.80
12	150	0	150	4.005	600.75
13	154	0	154	4.210	648.34
14	158	0	158	4.415	697.57
15	160	20	140	4.620	646.80
16	162	36	126	4.825	607.95
17	164	44	120	5.030	603.60
18	166	48	118	5.235	617.73
19	168	52	116	5.435	630.46
20	168	56	112	5.640	631.68
21	168	56	112	5.845	654.64
			2467		9793.56

Die Summe der Wuchsstoffmengen der Zonen geteilt durch die Summe der Zellenanzahlen der Zonen wird die Konzentration der gesuchten Zone sein:

$$\frac{9793.56}{2467} = 3.969$$

Wir sehen aus der Tabelle, dass die Konzentration der gesuchten Zone zwischen der jenigen der 11. und 12. Zone liegt. Sie ist grösser als 3,9025, d.h. die Konzentration auf dem Uebergang von der 11. zur 12. Zone. Das gesuchte Niveau liegt also in der 12. Zone. Der Konzentrationsunterschied zwischen der Mitte *B* der 11. und der Mitte *C* der 12. Zone beträgt 4.005 — 3.8 = 0.205 (die in der Tabelle angegebenen Zahlen sind die durchschnittlichen Konzentrationen der betreffenden Zonen). Der Konzentrationsunterschied zwischen dem gesuchten Niveau *P* und der Mitte *C* der Zone 12 beträgt 4.005 — 3.969 = 0.036. Die Stelle *P* auf dem Radius *AM*, wo die Konzentration des gesuchten Niveaus *P* herrscht, liegt

$$\frac{0.036}{0.205} \cdot \frac{r}{21} = 0.1756 \cdot \frac{r}{21}$$

über der Mitte *C* der Zone 12. Die Mitte *C* der 12. Zone auf r liegt $\frac{9.5}{21}$ r von der Mittellinie *MR* entfernt. Das gesuchte Niveau *P* liegt also auf einer Entfernung von

$$\frac{(9.5 + 0.1756)}{21} r = 0.45 r$$

über der Mittellinie *MR*.

Für die untere Hälfte gilt dasselbe. Auch hier liegt das Niveau, auf dem die Konzentration mit der des Agarwürfelchens übereinstimmt 0.45 r von der Mittellinie entfernt.

Aus der Berechnung ergibt sich, dass das Niveau auf einer Höhe von ungefähr 0.45 r über der Mittellinie *MR* liegt. (In meiner vorläufigen Mitteilung, Dijkman, 1933) habe ich die Oberfläche des Markes nicht berücksichtigt, das Niveau liegt daher auf einer Höhe von etwa 0.42 r oder abgerundet 0.4 r über der Mittellinie *MR*).

Wir müssen jetzt die Längendifferenz auf der Höhe des oberen und des unteren Niveaus bestimmen. Sie sind auf folgende Weise zu berechnen, siehe Abb. 10. Hier ist das gekrümmte Stück des Hypokotyls schematisch gezeichnet.

worden. *oS* ist die obere Seite, *uS* die untere Seite des Hypokotyls; d ist sein Durchmesser; α ist die Grösse der Krümmung eines Hypokotyls nach 4-stündiger Horizontal-

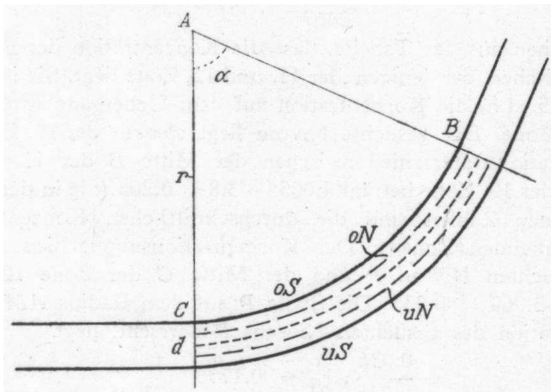


Abb. 10. Beschreibung im Text.

lage; *r* ist der Radius des Kreises bei dem das gekrümmte Stück des Hypokotyls ein Stück des Umfanges darstellt.

Die Länge von *oN* beträgt: $\dfrac{2\pi\ (r + \frac{d}{2} - 0.45\ \frac{d}{2})\ \alpha}{360}$

Die Länge von *uN* beträgt: $\dfrac{2\pi\ (r + \frac{d}{2} + 0.45\ \frac{d}{2})\ \alpha}{360}$

$uN - oN = \dfrac{2\pi\alpha d}{360}\ 0.45.$

Um diesen Wert zu berechnen, müssen wir noch kennen:

1. Den Winkel α.
2. Den Durchmesser des Hypokotyls.

Der Winkel wurde in der auf S. 406 beschriebenen Weise bestimmt. Der mittlere Wert von 393 Messungen war 48.6° in 4 Stunden.

Der Durchmesser des Hypokotyls wurde an denselben

Silhouetten der Krümmungsbilder gemessen. Die Messungen geschahen mit Hilfe eines durchsichtigen Zelluloidlineals, auf welchem eine genaue Millimeterskala angebracht war. Dies Lineal wurde über die Mitte des gekrümmten Teiles der Hypokotylsilhouetten gelegt und so konnte der Durchmesser ohne weiteres abgelesen werden. Der durchschnittliche Wert aus 266 Bestimmungen war 3.9 mm.

Durch Einsetzen dieser Zahlen in die Formel lässt sich die Längendifferenz zwischen *oN* und *uN* berechnen.

$$\frac{2\pi\alpha d}{360}\,0.45 = 1.49.$$

Die Differenz beträgt also 1.49 mm in 4 Stunden.

Das Längenwachstum von Hypokotylen in normaler Stellung wurde auf die in Abschnitt III, S. 405 beschriebene Weise bestimmt. Der mittlere Wert von 49 Messungen war 2.29 mm in 4 Stunden.

Wir können also für *Lupinus albus* folgende Berechnung ausführen.

α	48.6°		239	Pflanzen
Durchmesser	3.9	mm	236	„
Längendifferenz	1.49	mm		
Wuchsstoffdifferenz	35.0	%	393	„
Wachstum des normal stehenden Hypokotyls	2.29	mm	49	„

$$\text{Horizontal: } \frac{\text{Längendifferenz}}{\text{Wuchsstoffdiff.}} = \frac{1.49}{35} = 0.0426$$

$$\text{Aufrecht: } \frac{\text{Längenwachstum}}{\text{Wuchsstoffmenge}} = \frac{2.29}{50} = 0.0458$$

In den Bruch $\frac{2.29}{50}$ stellt der Nenner 50 die prozentuole Verteilung des Wuchsstoffes in normal stehenden Hypokotylen dar, denn wir können annehmen, dass diese Verteilung auf allen Seiten gleich ist.

Die beiden Werte 0.0426 und 0.0458 sind praktisch gleich, denn einer Differenz von 4 % brauchen wir keinen

Wert zuzuschreiben und damit ist bewiesen, dass die geotropische Krümmung quantitativ erklärt wird durch die Differenz der Wuchsstoffmenge zwischen der oberen und unteren Hälfte des horizontal gestellten Hypokotyls.

Zur Kontrolle dieses Resultates wurde dieselbe Berechnung auch mit den Daten aus Versuchen mit variierter Versuchsdauer ausgeführt. Deutlichkeitshalber werde ich die Werte dieser Versuche, zusammengestellt in der Tabelle auf S. 420 ff, hier wiederholen. Es sei bemerkt, dass die Längenwachstumswerte errechnet worden sind aus Zahlen, die bei 4-stündiger Versuchsdauer erhalten worden sind (Tabelle XVI, S. 424).

1. Zahlen bei einer Versuchsdauer von 3 Stunden.

α	37.6°	115	Pflanzen
Durchmesser	3.9 mm	236	„
Wuchsstoffdifferenz	30.2 %	101	„
Längendifferenz	1.16 mm		
Wachstum des normal stehenden Hypokotyls	1.72 mm	49	„

Horizontal: $\frac{\text{Längendifferenz}}{\text{Wuchsstoffdiff.}} = \frac{1.16}{30.2} = 0.0384$

Aufrecht: $\frac{\text{Längenwachstum}}{\text{Wuchsstoffmenge}} = \frac{1.72}{50} = 0.0344$

Differenz 5.4 %

2. Zahlen für eine Versuchsdauer von 2 Stunden.

α	20.0°	18	Pflanzen
Durchmesser	3.9 mm	236	„
Wuchsstoffdifferenz	25.6 %	91	„
Längendifferenz	0.62 mm		
Wachstum des normal stehenden Hypokotyls	1.14 mm	49	„

Horizontal: $\frac{\text{Längendifferenz}}{\text{Wuchsstoffdiff.}} = \frac{0.62}{25.6} = 0.0242$

Aufrecht: $\frac{\text{Längenwachstum}}{\text{Wuchsstoffmenge}} = \frac{1.14}{50} = 0.0228$

Differenz 3.0 %

Die Ergebnisse der Kontrollberechnungen mit den Werten für 3 und 2 Stunden stimmen volkommen mit denen

der Berechnung für 4 Stunden überein. Durch diese Berechnungen ist der Beweis erbracht, dass die **geotropische Krümmung quantitativ aus der, von der Schwerkraft bedingten, ungleichen Wuchsstoffverteilung und der daraus sich ergebenden Wachstumsdifferenz zwischen der Ober- und Unterseite hervorgeht.**

Aus dem oben Gesagten wird ebenfalls auf indirektem Wege bewiesen, dass bei *Lupinus* keine Geo-Wachstumsreaktion besteht. Dies stimmt also gut überein mit dem Ergebnis von Cholodny, dem derselbe Nachweis durch Versuche an *Lupinus*hypokotylen mit dem Mikropotometer gelang.

Die untenstehende Berechnung, deren Zahlen bei einstündiger Versuchsdauer erhalten wurden, stimmt in ihrem Ergebnis nicht so gut mit den drei anderen überein.

3. Zahlen für eine Versuchsdauer von 1 Stunde.

α	9.3°		19	Pflanzen
Durchmesser	3.9	mm	236	„
Wuchsstoffdifferenz	43.2	%	34	„
Längendifferenz	0.29	mm		
Wachstum des normal stehenden Hypokotyls	0.57	mm	49	„

$$\text{Horizontal: } \frac{\text{Längendifferenz}}{\text{Wuchsstoffdiff.}} = \frac{0.29}{43.2} = 0.0067$$

$$\text{Senkrecht: } \frac{\text{Längenwachstum}}{\text{Wuchsstoffmenge}} = \frac{0.57}{50} = 0.0114$$

Differenz 25.9 %

Eine Erklärung für diese Abweichung lässt sich vielleicht in der folgenden Überlegung finden: Es ist sehr gut möglich, dass die maximal ungleiche Wuchsstoffverteilung anfangs schon eingetreten ist, ohne dass das ungleiche Wachstum bereits maximal ist.

In Abschnitt IV, S. 422 haben wir gesehen, dass die ungleiche Wuchsstoffverteilung bei Lagen von 30° und 45° zur Senkrechten sich von der in Horizontallage nicht unterscheidet. Lässt sich die Krümmung auch in diesen Reiz-

lagen aus der ungleichen Wuchsstoffverteilung erklären, so muss die oben gegebene Berechnung auch für Zahlen aus derartigen Versuchen durchführbar sein. Dass dies in der Tat der Fall ist, beweist die unten stehende Berechnung für eine Reizlage von 45° bei dreistündiger Versuchsdauer. Nach vierstündiger Einwirkung der Schwerkraft stehen die Hypokotyle schon wieder fast senkrecht und die Resultate könnten dadurch getrübt werden. Die Wuchsstoffverteilung wurde im Anschluss an die Resultate auf S. 420 auch hier als konstant angenommen.

Zahlen bei einer Reizlage von 45°.

α	31.3°		56	Pflanzen
Durchmesser	3.9	mm	236	„
Wuchsstoffdifferenz	31.8	%	101	„
Längendifferenz	0.97	mm		
Wachstum des Hypokotyls in normaler Haltung	1.72	mm	49	„

$$\text{Horizontal} = \frac{0.97}{31.8} = 0.0305$$

$$\text{Senkrecht} = \frac{1.72}{50} = 0{,}0344$$

Differenz: 6 %

Dies Ergebnis bestätigt für eine, von der Horizontalen abweichende, nicht senkrechte Lage die Richtigkeit des Schlusses auf Seite 437.

Berechnungen für *Lupinus angustifolius.*

1. Zahlen bei einer Versuchsdauer von 4 Stunden.

α	55.4		144	Pflanzen
Durchmesser	2.35	mm	37	„
Wuchsstoffdifferenz	19.2	%	33	„
Längendifferenz	1.03	mm		
Wachstum des normal stehenden Hypokotyls	1.98	mm	60	„

$$\text{Horizontal: } \frac{\text{Längendifferenz}}{\text{Wuchsstoffdiff.}} = \frac{1.03}{19.2} = 0.0536$$

$$\text{Aufrecht: } \frac{\text{Längenwachstum}}{\text{Wuchsstoffmenge}} = \frac{1.98}{50} = 0.0396$$

Differenz 16 %

2. Zahlen bei einer Versuchsdauer von 3 Stunden.

α	51.4		63	Pflanzen
Durchmesser	2.35	mm	37	„
Wuchsstoffdifferenz	26.2	%	10	„
Wachstum des normal stehenden Hypokotyls	1.41	mm	60	„
Längendifferenz	0.99	mm		

$$\text{Horizontal: } \frac{\text{Längendifferenz}}{\text{Wuchsstoffdiff.}} = \frac{0.99}{26.2} = 0.0377$$

$$\text{Aufrecht: } \frac{\text{Längenwachstum}}{\text{Wuchsstoffmenge}} = \frac{1.41}{50} = 0.0282$$

Differenz 14.4 %

3. Zahlen bei einer Versuchsdauer von 2 Stunden.

α	32.6		65	Pflanzen
Durchmesser	2.35	mm	37	„
Wuchsstoffdifferenz	34.4	%	32	„
Längendifferenz	0.61	mm		
Wachstum des normal stehenden Hypokotyls	0.93	mm	60	„

$$\text{Horizontal: } \frac{\text{Längendifferenz}}{\text{Wuchsstoffdiff.}} = \frac{0.61}{34.4} = 0.0177$$

$$\text{Aufrecht: } \frac{\text{Längenwachstum}}{\text{Wuchsstoffmenge}} = \frac{0.93}{50} = 0.0186$$

Differenz 2.4 %

Von den Transportversuchen liegen, wie aus den Zahlen hervorgeht, zu wenig Messungen vor. Trotzdem zeigen die Zahlen, besonders die Zahlen bei einer Versuchsdauer von 2 Stunden, dass auch bei *Lupinus angustifolius* die Krümmung aus der ungleichen Wuchsstoffverteilung erklärt werden kann.

Betrachten wir die Zahlen der Wuchsstoffdifferenzen, dann sehen wir, dass die Wuchsstoffverteilung in zwei Stunden maximal ist (für eine Stunde sind keine Versuche ausgeführt); dass die anderen Werte nicht konstant bleiben, findet sehr wahrscheinlich seine Ursache darin, dass nicht genügend Analysen gemacht worden sind.

Trotzdem diese Versuche der Erweiterung bedürfen,

geht doch schon aus ihnen hervor, dass *Lupinus angustifolius* sich prinzipiell nicht unterscheidet von *Lupinus albus*.

Zusammenfassend gebe ich hier die in diesem Abschnitt benutzten Zahlen in Tabellenform wieder (Tabelle XXI).

TABELLE XXI.

Uebersichtstabelle für die Wuchsstoffverteilung bei *Lupinus albus* und *Lupinus angustifolius*, bei verschiedener Versuchsdauer und -Lage. Erste Spalte: Winkel der Hypokotylzylinder mit der Senkrechten. Zweite Spalte: Versuchsdauer. Dritte und vierte Spalte: Wuchssoffmengen der Ober- und Unterhälfte ausgedrückt in Graden *Avena*-krümmung. Fünfte und sechste Spalte: Die Wuchsstoffmengen der dritten und vierten Spalte in % ausgedrückt. Siebente Spalte: Wuchsstoffdifferenz zwischen Ober- und Unterhälfte in % ausgedrückt.

Winkel	Versuchsdauer in Stunden	Wuchsstoffmengen in Krümmungsgraden		In Prozenten der Gesamtmenge		Differenz
		oben	unten	oben	unten	
		Lupinus albus				
90°	4	3.8° ± 0.47	7.9° ± 0.52	32.5 %	67.5 %	35.0 %
	3	5.5° ± 0.75	9.9° ± 0.72	34.9 %	65.1 %	30.2 %
	2	6.1° ± 1.1	10.3° ± 0.87	37.2 %	62.8 %	25.6 %
	1	1.2° ± 0.27	3.1° ± 0.45	28.4 %	71.6 %	43.2 %
45°	4	4.7° ± 0.58	9.1° ± 0.83	34.1 %	65.9 %	31.8 %
30°	4	3.3° ± 0.37	6.5° ± 0.37	33.5 %	66.5 %	33.0 %
		Lupinus angustifolius				
90°	4	10.4° ± 0.79	15.3° ± 0.87	40.4 %	59.6 %	19.2 %
	3	5.5° ± 0.92	9.4° ± 0.56	36.9 %	63.1 %	26.2 %
	2	5.45° ± 1.12	11.11° ± 1.69	32.8 %	67.2 %	34.4 %

ABSCHNITT VI.

Theoretische Erörterungen.

Vergleichen wir bei unserem heutigen Wissen um Phototropismus und Geotropismus ihr äusseres Bild, die phototropische und geotropische Krümmung, miteinander, dann fällt uns der grosse Unterschied zwischen den beiden Krümmungsbildern auf.

Die geotropische Krümmung (siehe Dolk 1930, S. 64 ff.) tritt schnell auf, sie beginnt an der Spitze; dort verschwindet sie aber sehr schnell wieder. Die Krümmung ist in den basalen Zonen stärker als an der Spitze.

Die phototropische Krümmung (siehe Dolk 1930, S. 87) beginnt später, sie beginnt ebenfalls an der Spitze, aber die Streckung erfolgt nicht so schnell wie bei der geotropischen Krümmung.

Vergleichen wir die inneren Faktoren der Reaktionsketten (soweit wir über sie unterrichtet sind!), so sehen wir hier ebenfalls Unterschiede. So ist z.B. die Länge der empfindlichen Zone beim Geotropismus viel grösser, sie beträgt bei *Avena* 10 mm (vergl. Dolk 1930, S. 42; von Guttenberg 1911, S. 289). Dagegen sind beim Phototropismus nur die obersten 2 mm der Spitze maximal lichtempfindlich, während wir in den darunter folgenden 2 mm eine sehr geringe Empfindlichkeit feststellen können. (Sierp und Seybold, 1926; Lange 1927). Auf Grund dieser und einiger anderer Tatsachen ist es sicher, dass hier zwei sehr verschiedene Reaktionsketten vorliegen. Doch hängen die beiden Prozesse eng miteinander zusammen, und zwar steht fest, dass das erste messbare Endstadium der Reaktionskette, die durch beide Reize verursachte ungleiche Wuchsstoffverteilung, für beide Prozesse gleich ist.

Es ist jedoch durch die Arbeit von van Overbeek (1933, S. 611) bei Dikotylen festgestellt, dass beim Photo-

tropismus das Licht neben der Beeinflussung der Wuchsstoffverteiling auch noch den Zustand der Zelle ändert. Diese Zustandsänderung besteht darin, dass die Zellen an der Lichtseite für Wuchsstoff weniger empfindlich werden als an der Schattenseite. Die phototropische Krümmung ergibt sich also durch ein Zusammenarbeiten dieser beiden Faktoren. Auch das von H. G. du Buy entdeckte „Älterwerden" der Zellen in der *Avena*koleoptile unter Einfluss des Lichtes weist in diese Richtung.

Auf S. 427 ff dieser Arbeit konnte nachgewiesen werden, dass die geotropische Krümmung im Gegensatz zur phototropischen ausschliesslich durch den Unterschied im Wachstum von Ober- und Unterseite entsteht. **Der Geotropismus liefert uns also das reinste Beispiel für die Went-Cholodny'sche Theorie.**

In den letzten Jahren sind verschiedene sehr wichtige Tatsachen entdeckt worden, die uns den Mechanismus der geotropischen Krümmung in einem viel deutlicheren Lichte zeigen. Beginnen wir mit dem Endstadium, der geotropischen Krümmung, so haben die Untersuchungen von Ursprung und Blum (1924) ergeben, dass diese auf einer ungleichen Streckung der Zellwände von Ober- und Unterseite beruht. Diese ungleiche Streckung wird verursacht durch die ungleiche Saugkraft der Zellen.

Frühere Arbeiten hatten gezeigt, dass die geotropische Krümmung nicht durch Zellvermehrung, sondern durch Streckung der Zellen an der Unterseite entstand. Das Volumen dieser Zellen vergrösserte sich, es musste also eine Verschiebung von Wasser nach dieser Seite stattgefunden haben.

Zwei Möglichkeiten können diesen Unterschied in Saugkraft erklären. Entweder erhöht sich die Konzentration des osmotisch wirksamen Zellinhaltes, oder es erniedrigt sich der Wanddruck der Zelle. Ursprung und Blum konnten nachweisen, dass ein Unterschied in der Konzen-

tration der osmotisch wirksamen Bestandteile in Zellen aus Ober- und Unterseite geotropisch gereizter Organe nicht auftritt. Wohl ändert sich der Wanddruck der Zellen an der Unterseite, nicht dagegen an der Oberseite. Hand in Hand mit der Zunahme des Volumens ging die Bildung osmotisch wirksamer Substanzen.

Untersuchungen von Heyn (1931) zeigten, dass die plastische Dehnbarkeit der Zellwände erhöht wird. Später konnte nachgewiesen werden, dass auch die elastische Dehnbarkeit der Zellen steigt, wenn auch in geringerem Masse, als die plastische Dehnbarkeit (Heyn und van Overbeek 1931).

Die beiden letztgenannten Forscher lieferten ausserdem den Beweis dafür, dass diese Erhöhung unter Einfluss des Wuchsstoffes stattfindet.

Untersuchungen von Dolk zeigten für *Avena*, dass unter Einfluss der Schwerkraft eine ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes im gereizten Organ auftritt. Und zwar erhält die Unterseite mehr Wuchsstoff als die obere. In meiner Arbeit konnte diese Tatsache auch für Dikotylen nachgewiesen werden.

Wie die Erhöhung der Plastizität und Elastizität der Zellwände durch den Wuchsstoff zustande kommt, ist noch unbekannt, eine Erklärung hierfür ist nur möglich, wenn das Wachstum der Zellwand unter normalen Umständen und nach geotropischer Reizung vollkommen bekannt wird. In diesem Zusammenhang möchte ich kurz auf die Arbeiten von Heyn (1933 *a* und *b*) hinweisen, der systematisch die Zusammensetzung junger Zellwände von Epidermiszellen bei *Avena* untersucht.

Sind unsere Kenntnisse auf dem Gebiete des Krümmungsmechanismus also ziemlich ausgedehnt, so wissen wir doch sehr wenig über die Perzeption des Reizes.

Der älteste Erklärungsversuch in neuerer Zeit, die Statolithentheorie von Haberlandt (1908), lasse ich

hier ausser Betracht. Auch wenn man annimmt, dass die Statolithen bei der Perzeption der Schwerkraft eine Rolle spielen, so versagt die Theorie doch bei allen Objekten, die keine Stärke aufweisen. Sie kann also nicht allgemein gültig sein.

Brauner (1927, 1928) hat gezeigt, dass bei geotropisch gereizten Pflanzenteilen (Stengel und Wurzel von *Vicia Faba*, Halmknoten von *Hordeum*, Scheiben aus einer Kartoffelknolle und Hypokotylen von *Helianthus*) die Unterseite positiv und die Oberseite negativ elektrisch ist. Dieselbe Erscheinung fand er bei jedem willkürlichen Winkel zwischen vertikaler und horizontaler Lage. Der Potentialunterschied erreicht nach etwa 10 Minuten sein Maximum und bleibt dann ungefähr konstant. Dies „geoelektrische Phänomen" lässt sich auch an toten Organen beobachten, die Erscheinung braucht nicht an das Leben gebunden zu sein. Es stellte sich weiterhin heraus, dass diese Potentialverschiebung an der Zellwand stattfindet. Modellversuche machten es sehr wahrscheinlich, dass die Kationen die Membran passieren und die Unterseite positiv elektrisch laden.

1930 erschien eine wichtige Arbeit von Brauner und Bünning. Diese Forscher gingen vom folgenden Standpunkte aus: Besteht ein ursächlicher Zusammenhang zwischen der geotropischen Reaktion und den Potentialverschiebungen, so wird sich die Pflanze auch in normaler Haltung in einem transversalen Felde krümmen, denn hier werden künstlich die gleichen Potentialverschiebungen hervorgerufen wie in horizontaler Lage. Der Versuch glückte in der Tat, sowohl bei positiv als auch bei negativ orientierten Pflanzenteilen. Die grosse Ueberzeugungskraft dieser Versuche bringt uns leicht dazu, auf Grund dieser Arbeiten ohne weiteres zu einer Erklärung für die Reizaufnahme der geotropischen Krümmung zu kommen.

Auf S. 420 gelang es mir die Verteilung des Wuchsstoffes

zeitlich zu analysieren. Man findet dort, dass prozentuale Unterschiede zwischen der Wuchsstoffmenge von Ober- und Unterseite sich mit der Zeit nicht ändern. Das spricht gegen jede Theorie, die in Verbindung mit den Säureeigenschaften des Wuchsstoffes den Potentialunterschied von Ober- und Unterseite ohne weiteres zur Ursache der ungleichen Wuchsstoffverteilung erklärt. Dagegen ist es sehr gut möglich, dass zwischen beiden ein indirekter Zusammenhang besteht.

Das eigenartige plötzliche Auftreten eines Maximum und die darauf folgende konstante Grösse der Differenz in der Wuchsstoffverteilung erinnert stark an die Form der Brauner'schen Kurve des Potentialunterschiedes. Die beiden Kurven unterscheiden sich aber in der Zeit, die verläuft zwischen dem Beginn der geotropischen Reizung und dem Auftreten des maximalen Verfalls.

Auch die Erscheinung, dass bei jedem Abweichen von der Vertikalen dieselbe ungleiche Wuchsstoffverteilung auftritt, erinnert an Brauner's Ergebnisse, da auch er bei Abweichen von der Vertikalen das Auftreten eines konstanten Potentialunterschiedes findet.

Der Mechanismus der ungleichen Wuchsstoffverteilung ist aber sehr verwickelt, was sich z.B. ergibt aus der Unabhängigkeit des Zeitunterschiedes. Es ist die Frage, wie wir uns das vorzustellen haben. Die einfachste Erklärung für diese Erscheinung ist, dass bei einem gewissen Unterschied in der Wuchsstoffkonzentration eine nach oben gerichtete Kraft, die abhängig ist von der Grösse des Konzentrationsverfalls, auf die Moleküle einwirkt und dass sich daraus ein Gleichgewicht ergibt.

Die Tatsache, dass der Unterschied in der Wuchsstoffkonzentration in Ober- und Unterseite bei einer Haltung von 30° und 45° zur Senkrechten nicht von der bei 90° abweicht, weist ebenfalls auf einen verwickelten Mechanismus. Bei diesen Reizhaltungen wird die Krümmung eben-

falls erklärt aus der ungleichen Wuchsstoffverteilung (S. 438).

Aus den obigen Ausführungen ergibt sich, dass der Mechanismus der ungleichen Wuchsstoffverteilung unter Einfluss der Schwerkraft ein selbstständiges Problem darstellt, wofür eine Erklärung erst möglich ist, wenn Tatsachen über den primären Erregungsvorgang vorliegen. Es ist meines Erachtens wahrscheinlich, dass die Ionenverschiebungen, die Brauner beobachtete, eine erste Aeusserung davon sind.

Die anderen Komponenten, dieser äussert komplizierten Reaktionskette kennen wir bisher nicht, wir beobachteten nur ihren Erfolg: die ungleiche Wuchsstoffverteilung.

Zusammenfassung.

1. *Lupinus* hat kein lokalisiertes Wuchsstoffproduktionszentrum. Wuchsstoff ist in allen wachsenden Teilen vorhanden. Es ist sehr wahrscheinlich, dass die Zellen selber imstande sind ihn zu bilden.
2. Die Bildung des Wuchsstoffes im Hypokotyl wird von der Schwerkraft nicht beeinflusst.
3. Die Schwerkraft verursacht im Lupinushypokotyl eine ungleiche Verteilung des Wuchsstoffes. Die Unterseite bekommt ebensoviel mehr Wuchsstoff, als die Oberseite weniger empfängt.
4. Die Wuchsstoffdifferenz erreicht ihr Maximum innerhalb einer Stunde, sehr wahrscheinlich aber stellt sich die Differenz in der zweiten halben Stunde ein. Ihre Grösse wird von der Zeit nicht weiter geändert.
5. Die erste einwandfreie Krümmung fällt in dem gleichen Zeitabschnitt, wo die ersten messbaren Wuchsstoffdifferenzen zwischen oberer und unterer Hälfte nachzuweisen sind.
6. Bei von der Horizontalen abweichender, nicht senkrechter Haltung, zeigte sich, dass die Wuchsstoff-

differenz zwischen oberer und unterer Hälfte mit der in Horizontallage übereinstimmt.
7. Die Wachstumsgeschwindigkeit des Hypokotyls von *Lupinus* ist innerhalb bestimmter Grenzen der Wuchsstoffkonzentration proportional.
8. Die geotropische Krümmung ist quantitativ zu erklären aus dem, von der ungleichen Wuchsstoffverteilung verursachten, ungleichen Wachstum der Ober- und Unterseite des Hypokotyls.
9. Auf indirektem Wege ist bewiesen, dass bei *Lupinus* eine Geo-Wachstumreaktion nicht besteht.

Am Schluss dieser Arbeit, die ganz im Botanischen Institut der Utrechter Universität bearbeitet wurde, will ich an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. F. A. F. C. Went meinen besonderen Dank aussprechen für sein stetes Interesse, seine wertvolle Kritik, und besonders für die grosse Freiheit, welche er mir bei meiner Arbeit gelassen hat.

Botanisches Laboratorium.

Utrecht, November 1933.

Literaturverzeichnis.

Beyer, Ad., (1925), Untersuchungen über den Traumatotropismus der Pflanzen. Biol. Zentrbl., B. 45, S. 683.

Blaauw, A. H., (1914), Licht und Wachstum, I. Zeitschr. f. Bot., B. 6, S. 641.

———, (1915), Licht und Wachstum, II. Zeitschr. f. Bot., B. 7, S. 466.

———, (1918), Licht und Wachstum, III. Meded. v. d. Landbouwhoogeschool, B. 15, S. 91.

Boysen-Jensen, P., (1913), Ueber die Leitung des phototropischen Reizes in der Avenakoleoptile. Ber. d. deutsch. bot. Ges., B. 31, S. 559.

———, (1933), Ueber den Nachweis von Wuchsstoff in Wurzeln. Planta, B. 19.

Brauner, L., (1927), Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen. Jahrb. f. wiss. Bot., B. 66, S. 781.

——, (1928), Untersuchungen über das geoelektrische Phänomen II. Ebenda, B. 68, S. 711.

—— und Bünning, E., (1930), Geoelektrischer Effekt und Elektrotropismus. (Vorl. Mitt.) Ber. d. deutsch. bot. Ges., B. 48, S. 470.

Du Buy, H. G., (1933), Ueber Wachstum und Phototropismus von Avena sativa. Rec. trav. bot. Néerl,. B. 33, S. 798.

—— und Nuernbergk, E., (1932), Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. I. Teil. Erg. Biol., B. 9, S. 358. Berlin.

Cholodny, N., (1924), Ueber die hormonale Wirkung der Organspitze bei der geotropischen Krümmung. Ber. d. deutsch. bot. Ges., B. 42, S. 356. Berlin.

——, (1926), Beitrag zur Analyse der geotropischen Reaktion. Jahrb. f. wiss. Bot., B. 65, S. 447. Leipzig.

——, (1927), Wuchshormone und Tropismen bei den Pflanzen. Biol. Zentr., B. 47, S. 604. Leipzig.

——, (1929), Wachstum des vertikal und horizontal orientierten Stengels. Planta, B. 7, S. 702.

——, (1930), Mikropotometrische Untersuchungen über das Wachstum und die Tropismen der Koleoptile von Avena sativa. Jahrb. f. wiss. Bot., B. 37, S. 720. Leipzig.

——, (1931), Verwundung, Wachstum und Tropismen. Planta, B. 13, S. 665.

Dolk, H. E., (1930), Groeistof en Geotropie. Diss., Utrecht.

Dijkman, M. J., (1933), A Quantitative Analysis of the geotropical Curvature in Dicotyledons. Proc. Kon. Akad. Wet. Amst., B. XXXVI, S. 749.

Fliry, M., (1932), Zur Wirkung der Endknospe auf die Hypokotylstreckung des Dikotylenkeimlings. Jahrb. f. wiss. Bot., B. 77, S. 150.

Guttenberg, H. von, (1912), Ueber die Verteilung der geotropischen Empfindlichkeit in der Koleoptile der Gramineen. Jahrb. f. wiss. Bot., B. 50, S. 289.

Haberlandt, G., (1908), Ueber die Verteilung der geotropischen Sensibilität in den Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot., B. 45, S. 575.

Heyn, A. N. J., (1931), Der Mechanismus der Zellstreckung. Rec. trav. bot. Néerl., B. 28, S. 113.

——, (1933 *a*), Further investigations of the Mechanism of cell-elongation and the properties of the cell wall in connection

with elongation. I. The load extension relationship. Protoplasma, B. XIX, No. 1.

Heyn, A. N. J., (1933 *b*), X-Ray investigations of the cellulose in the wall of young epidermic cells. Proc. Kon. Akad. Wet. Amst., B. XXXVI, S. 560.

——— und Overbeek, J. van (1931), Weiteres Versuchsmaterial zur plastischen und elastischen Dehnbarbeit der Zellmembran. Proc. Kon. Akad. Wet. Amst., B. XXXIV, S. 1190.

Kögl, F. und Haagen Smit, A., (1931), Ueber die Chemie des Wuchsstoffs. Proc. Kon. Akad. Wet., Amst., B. XXXIV, No. 10, S. 1411.

———, ——— und Erxleben, Hanni, (1933), Ueber ein Phytohormon der Zellstreckung, Hoppe-Seyler's Zeitschrift für Physiologische Chemie, B. 214, H. 5 u. 6.

Kostytschew, S. und Went, F. A. F. C., Lehrbuch der Pflanzenphysiologie II. Berlin.

Lange, S., (1927), Die Verteilung der Lichtempfindlichkeit in der Spitze der Haferkoleoptile. Jahrb. f. wiss. Bot., B. 67, S. 1.

Navez, A. E., (1933), „Geo-Growth" reaction of roots of Lupinus. Bot. Gaz. B. 94, S. 616.

——— und Robinson, T. W., (1932), Automatic recording of movements of plantorgans. Jour. Gen. Phys., B. 16, S. 125.

——— und ———, (1932), Geotropic Curvature of Avena Coleoptiles. Jour. Gen. Phys., B. 16, S. 133.

Overbeek, J. van, (1933), Wuchsstoff, Lichtwachstumsreaktion und Phototropismus bei Raphanus. Rec. trav. bot. Néerl., B. XXX, S. 537.

———, (1932), An Analysis of Phototropism in Dikotyledons. Proc. Kon. Akad. Wet. Amst. B. XXXV, S. 1326.

Paál, A., (1919), Ueber phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot. B. 58, S. 406.

Purdy, H. A., (1921), Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the coleoptile of Avena. Kgl. Danske vid. selsk. biol. meddel., B. 3 No. 8.

Rawitscher, F., (1932), Der Geotropismus der Pflanzen. Jena.

Renner, O., (1922), Die Wachstumsreaktionen bei Licht- und Schwerkraftreizung. Zeitschr. f. Bot., B. 14, S. 449.

Sierp, H., (1927), Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuer Erfahrungen. Ergebn. d. Biol., B. 2, S. 1.

——— und Seyboldt, A., (1926), Untersuchungen über die Lichtempfindlichkeit der Spitze und des Stumpfes in der Koleoptile von Avena sativa. Jahrb. f. wiss. Bot., B. 65, S. 592.

Stark, P., (1924), Geotropische Reizleitung bei Unterbrechung des organischen Zusammenhanges. Ber. d. deutsch. bot. Ges., B. 42, S. 125.

Ursprung, A. und Blum, G., (1924), Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle, nebst Anwendungen. Jahrb. f. wiss. Bot., B. 63, S. 1.

Weber, U., (1931), Wachstum und Krümmung einzelner Zonen geotropisch gereizter Gerstenkeimlinge. Jahrb. f. wiss. Bot., B. 72, S. 312.

Went, F. W., (1928), Wuchsstoff und Wachstum. Rec. trav. bot. Néerl., B. 25, S. 1.

Weij, H. G. van der, (1932), Der Mechanismus des Wuchsstofftransportes. Rec. trav. bot. Néerl. B. 29, S. 379.

———, (1931), Die quantitative Arbeitsmethode mit Wuchsstoff. Proc. Kon. Akad. Wet. Amst., B. XXXIV, S. 875.

Zimmerman, W., (1927), Die Georeaktionen der Pflanzen. Ergeb. d. Biol., B. 2, S. 116.

Zollikofer, Cl., (1922), Ueber den Einfluss des Schwerereizes auf das Wachstum der Koleoptile von Avena sativa. Rec. trav. bot. Néerl., B. 18, S. 237.